

Untersuchungen und Überlegungen zur Richtungswahrnehmung bei willkürlichen sakkadischen Augenbewegungen*

NORBERT BISCHOF und ERNST KRAMER

Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Seewiesen und Erling-Andechs,
Abtlg. Lorenz und Abtlg. Schneider

Eingegangen am 25. September 1968

Investigations and Considerations of Directional Perception during Voluntary Saccadic Eye Movements

Summary. This investigation attempts to examine the change of retinal local signs during voluntary horizontal saccadic eye movements. The method used was to expose the S. to a short light stimulus (electronic flash) of approximately one degree angular width during or after a 16 degree eye movement. The stimulus was released by the eye movement itself via the retino-corneal potential. The S.'s task was to localize the stimulus on a fixed luminous scale.

Clear translatory illusions occurred in these experiments. They depended systematically on the spot on the retina stimulated, and on the time elapsed between the onset of the saccade and the release of the stimulus. These illusions are best interpreted as due to the shift of a "coordinate system" across the retinal field. The shift is initiated by the coordinate of the retinal spot on which the target of the eye movement was projected before the saccade began. This coordinate rapidly swings into the fovea. The processes on the retinal hemisphere opposite to the target occur at a much slower rate. Moreover, temporary changes of the topology of the coordinate system may take place during the saccade. Their origin is still unclear.

The results of the experiments are discussed in terms of a special model based on the previous explanations of the phenomenon of directional constancy (especially the reafference principle, the attention theories, and MacKays theory).

Zusammenfassung. Die vorliegende Arbeit hatte das Ziel, die „Umstimmung der retinalen Raumwerte“ während willkürlicher horizontaler Blicksprünge (Sakkaden) zu untersuchen.

Die Methodik bestand darin, während oder nach der Augenbewegung kurzzeitig einen ca. 1° großen Lichtreiz (Elektronenblitz) im Gesichtsfeld der Vp zu exponieren, den diese in bezug auf eine kopffeste Skala zu lokalisieren hatte. Die Auslösung des Lichtreizes erfolgte auf elektrookulographischem Weg durch die Augenbewegung selbst.

* Diese Arbeit wurde mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft ausgeführt. Wir danken unseren Versuchspersonen für ihre ausdauernde Mitarbeit sowie Frau Dipl.-Psych. DORIS BISCHOF, Herrn PETER HEINECKE und Frau Dr. MARIA V. SCHAEZT für ihre Hilfe bei der Durchführung und Auswertung der Versuche.

Bei diesen Versuchen traten in systematischer Abhängigkeit vom retinalen Ort des Reizes und von der zwischen Sakkadenbeginn und Reizexposition verstrichenen Zeit deutliche Verlagerungstäuschungen auf. Sie lassen sich am besten interpretieren, wenn man die Umwertungsprozesse als „Wanderung“ eines lokalisatorischen Bezugssystems über ein zentralnervöses Projektionsfeld der Retina auffaßt. Diese Wanderung wird eingeleitet und angeführt durch ein rasches Einschwingen der Koordinate des Zielpunktes der Blickbewegung in die Fovea; in der zielabgekehrten Netzhauptperipherie vollzieht sich die Umwertung wesentlich langsamer. Dabei kann es vorübergehend zu topologischen Veränderungen des Bezugssystems kommen, deren Genese noch unklar ist.

Ausgehend von den bislang vorliegenden Ansätzen zur Erklärung der Richtungskonstanz (insbesondere vom Reafferenzprinzip, den Aufmerksamkeitstheorien und der Theorie MACKEYS) wird ein eigenes Modell entwickelt, in dessen Rahmen die Versuchsergebnisse diskutiert werden.

I. Problemstellung

Wenn wir die Augen über das Panorama unserer Umgebung schweifen lassen, wandert das Bild der Umwelt über die Netzhäute — so wie das Bild im Sucher eines dauernd hin und hergeschwenkten Photoapparates.

Diese einfache Tatsache birgt zwei Probleme. Man kann einmal fragen, warum unsere Wahrnehmung nicht dauernd unscharf ausfällt wie ein „verwackeltes“ Photo. Dieser Schwierigkeit begegnet die Natur durch eine einfache Vorkehrung: Beim aktiven Umherblicken wandert das Auge in Wirklichkeit überhaupt nicht, auch wenn es uns so scheint, sondern es *springt*. Eine solche ruckartige Augenbewegung wird als „Sakkade“ bezeichnet, sie dauert ca. 30–50 ms; zwischen zwei Sakkaden verstreicht jeweils eine doppelt bis fünfmal so lange Ruhepause, in der der eigentliche Wahrnehmungsvorgang sich vollzieht. Außer sakkadischen Augenbewegungen gibt es auch kontinuierlich gleitende, die aber nur auftreten, wenn wir den Kopf bewegen oder einem relativ zum Kopf bewegten Gegenstande oder Panorama optisch folgen, und der Effekt ist hier genau derselbe: Die Augenbewegung erfolgt jeweils so, daß das interessierende Objektbild seinen retinalen Ort möglichst selten wechselt¹.

Das zweite Problem, das sich bei jeder Blickbewegung stellt, ist das der sog. „Richtungskonstanz“. VON HOLST u. MITTELSTAEDT (1950) haben es auf die inzwischen klassisch gewordene Formulierung gebracht: Wie trennt das Wahrnehmungssystem bei Blickbewegungen „*Exafferenz*“ und „*Reafferenz*“, also jenen Anteil der retinalen Reizverlagerung, der durch eine Objektbewegung verursacht wurde, und jenen anderen, der als zwangsläufige Begleiterscheinung jeder Augenbewegung auf-

¹ Die Forderung nach möglichst weitgehender Stabilisierung der Netzhautbilder berührt selbstverständlich nicht das Phänomen der sog. Fixierschwankungen (DITCHBURN u. GINSBORG, 1953), die im vorliegenden Zusammenhang von der Größenordnung her uninteressant sind. Ihr biologischer Sinn braucht hier nicht diskutiert zu werden.

treten muß? Wie, anders ausgedrückt, vollbringt es das Gehirn, daß in meiner Wahrnehmung die Tür, von der ich soeben hinüber zum Fenster blicke, nicht entgegengesetzt zur Augenbewegung in weitem Satz davonspringt wie eine zur Seite gerissene Kulisse — ganz entsprechend dem, was das Netzhautbild tatsächlich tut, während umgekehrt der Habicht, den ich am wolkenlosen Himmel mit dem Blick verfolge, für meine Wahrnehmung sehr wohl in deutlicher Bewegung befangen ist, obwohl doch jedes seiner beiden Abbilder auf meinen Netzhäuten so gut wie stillsteht.

Im Unterschied zum zuvor erörterten Stabilisierungsproblem ist dieser Problemkreis noch weitgehend ungeklärt, und es war das Ziel unserer Untersuchungen, einige der in diesem Zusammenhang offenen Fragen zu beantworten.

Die vorliegenden Ansätze zur Erklärung der Richtungskonstanz (vgl. dazu genauer unten S. 204ff.) stimmen in der offensichtlich richtigen Voraussetzung überein, daß der *retinale Ort* eines optischen Reizes, wenn überhaupt, so doch jedenfalls nicht allein darüber entscheidet, an welcher Stelle im Wahrnehmungsraum sich der abgebildete Gegenstand lokalisiert. Man ist vielmehr genötigt, so etwas wie „Raumwerte“ oder „Lokalzeichen“ zu postulieren, die jeder retinalen Stelle oder (wahrscheinlicher) größeren funktionalen Einheiten auf der Retina (vgl. BISOFF, 1966, S. 330ff.) physiologisch zugeordnet sind — und zwar *variabel* zugeordnet sind. Ihre Veränderung muß man sich dann von irgendwoher so gesteuert denken, daß jede Verstellung der Augenachsen relativ zum Kopf von einer korrespondierenden Umstimmung der Raumwerte begleitet wird. Wir können die Metrik über der Gesamtheit der Raumwerte auch für sich betrachten und dann im gestalttheoretischen Sinn von einem „Bezugssystem“ sprechen, das bei jeder Blickbewegung so über die Retina (oder besser über deren zentralnervöses Repräsentationsfeld) verschoben wird, daß die Lokalisation der retinalen Abbilder objektiv ruhender Gegenstände in bezug auf *dieses* System möglichst konstant bleibt, wie sehr sie auch (mit ihm gemeinsam) ihren *retinalen Ort* ändern mögen.

Beide Konzepte — „Raumwert“ und „Bezugssystem“ — sind als rein abstrakte Hilfsbegriffe zur Kennzeichnung bislang unbekannter physiologischer Prozesse zu verstehen, und als solche sind sie beliebig vertauschbar. Man muß sich jedoch bewußt bleiben, daß sie außerdem auch halbanschauliche Denkmodelle suggerieren. Man neigt dazu, mit dem Begriff des „Raumwertes“ die Vorstellung von einem identifizierbaren Merkmal zu verbinden, das fest an einem retinalen Ort (oder Gebiet) haftet und daselbst auf einer Qualitäts- oder Intensitätsskala variiert. Im Unterschied dazu denkt man sich alle Stellen eines Bezugssystems gewissermaßen qualitativ und intensiv invariant, dafür aber freizügig innerhalb der retinalen Topographie: Sie können — mit sich identisch bleibend — über ein zentralnervöses Repräsentationsfeld der Netzhaut wandern. Mit der ersteren Metapher schwer verträglich ist die Vorstellung, daß einer und derselben Netzhautstelle jemals

gleichzeitig zwei verschiedene Richtungswahrnehmungen zukommen könnten, mit der letzteren, daß eine und dieselbe Richtungswahrnehmung niemals gleichzeitig an zwei verschiedenen retinalen Orten auftreten könnte. Beides kommt freilich vor, wie noch gezeigt werden wird.

Eine ideale Synchronisation zwischen der Umstimmung der Raumwerte bzw. der Wanderung des Bezugssystems einerseits und der Reafferenz andererseits stellt nun aber an das organismische System, das sie ausführen soll, beträchtliche Anforderungen, und es sollte nicht verwundern, wenn sie nur in Annäherung gelänge, wenn sich also Situationen aufweisen ließen, in denen sich das Bezugssystem bei einer Augenbewegung weiter oder auch weniger weit verlagert als die retinale Reizkonfiguration. In beiden Fällen müßte es zu einer *Richtungstäuschung* kommen: im ersteren Fall, also bei *Überkompensation* der Reafferenz, müßten die Objekte *in* Blickrichtung verlagert erlebt werden, im letzteren Fall, bei *Unterkompensation*, *gegensinnig* dazu.

Nun hatte bereits MACH (1885) entdeckt, daß derartige Verlagerungstäuschungen in der Tat regelmäßig an solchen Objekten beobachtet werden können, die *während einer sakkadischen Augenbewegung* zur Exposition gelangen. Das spricht nach dem oben Gesagten dafür, daß innerhalb dieser kurzen Zeitspanne keine vollständige Kongruenz zwischen Augenbewegung und Bezugssystem besteht — was keineswegs verwunderlich ist, wenn man bedenkt, daß eine solche Kongruenz für den Organismus nicht nur „technisch“ einigermaßen schwierig zu bewerkstelligen, sondern biologisch auch ganz unnötig wäre: Vor und nach der ruckartig verlaufenden Bewegung müssen wir die Objekte am rechten Ort wahrnehmen; im Zeitraum dazwischen kann man aber ohnehin nichts erkennen, hier darf also auf ganz beliebige Weise der Prozeß der Umorganisation vor sich gehen.

Wie diese Umorganisation aber erfolgt, ist eben die Frage, und es muß im Prinzip möglich sein, aus der Art der Verlagerungserscheinungen hierüber Aufschluß zu gewinnen.

Den ersten Ansatz zu einer Untersuchung dieser Zusammenhänge machte KAILA (1923). Er exponierte mittels einer einfachen Vorrichtung während einer sakkadischen Blickbewegung kurz aufblitzende Objektpunkte und stellte qualitativ deren anschauliche Verlagerung fest. Er fand, daß die solcherart exponierten Objekte im allgemeinen *entgegen* der Blickrichtung verlagert erschienen und schloß daraus, daß die „Umstimmung der Raumwerte“ erst nach vollzogener Blickbewegung erfolge. Dasselbe hatte MACH (1885) bereits aus seiner Beobachtung des „regelwidrigen Nachbildstreifens“ gefolgert, also aus der Erscheinung, daß bei Blicksprung über eine punktförmige Dauerlichtquelle aus dieser kurzfristig eine Art Kometenschweif entgegen der Blickrichtung hervorschießt. An demselben Phänomen haben später AUERSPERG u. SPROCKHOFF (1935) weiterführende Untersuchungen angestellt und auf einige komplizierende Sondererscheinungen hingewiesen. Aus neuerer Zeit liegt eine Reihe von Untersuchungen und Überlegungen von MACKEY vor (1957, 1958, 1962, 1965); als Versuchsmethode diente im wesentlichen stroboskopische Ganzfeldbeleuchtung. Unsere eigenen Versuche gehen auf

den methodischen Ansatz von KAILA zurück (vgl. dazu auch BISCHOF, 1962). Unabhängig davon berichten neuerdings MATIN u. PEARCE (1965) über Versuche, die praktisch dieselbe Methodik verwenden.

II. Methode

Anordnung

Wir stellten unseren Vp die Aufgabe, einen während oder kurz nach einer sakkadischen Augenbewegung aufblitzenden Lichtreiz zu lokalisieren. Um die Zeitspanne zwischen dem Einsatz der Sakkade und der Exposition des Lichtreizes zu kontrollieren, registrierten wir die Augenbewegung durch Ableitung des retino-cornealen Bestandpotentials (Elektro-Okulogramm, EOG). Diese Methode hat gegenüber der später von MATIN u. PEARCE verwendeten den Vorzug des geringeren apparativen Aufwandes und schien nach den Angaben von MACKENSEN (1957) für erkundende Versuche hinreichend genau.

Bei dieser Meßanordnung nutzt man die Tatsache aus, daß eine elektrische Spannungsdifferenz zwischen Retina und Cornea besteht — das Bestandpotential —, dessen Größe von der momentanen Belichtung der Retina weitgehend unabhängig ist. Dieses Potential läßt sich über Silberelektroden in den beiden temporalen Lidwinkeln ableiten. Bei horizontalen Augenbewegungen ändert sich die Spannung an den Elektroden analog dem Abgriff eines Drehpotentiometers. Die Spannungsdifferenz liegt in der Größenordnung von $20 \mu\text{V/Grad}$; sie variiert interindividuell, ändert sich aber bei der einzelnen Vp nur noch wenig, sofern man den Adaptationszustand hinreichend konstant hält. Die Beziehung zwischen Augenstellung und Elektrodenspannung ist für Winkel über 2° annähernd linear. Die Meßgenauigkeit wird im Wesentlichen durch ein von Muskelpotentialen herührendes Rauschen begrenzt (max. Rauschamplitude \triangleq ca. 1° Augenbewegung). Auf eine Ausfilterung dieser Störgröße mußte zur Vermeidung zeitlicher Verzerrungen verzichtet werden.

Abb. 1 zeigt die Grundzüge der verwendeten Versuchsanordnung. Die Vp sitzt einer 210 cm entfernten Expositionstafel gegenüber, auf welcher eine mattleuchtende Zahlenskala dauernd sichtbar ist (Helligkeit: $0,4\text{--}0,7 \text{ Sb}^2$; Numerierung —6 bis 16; Abstand der Teilstriche 6 cm $\triangleq 1,6^\circ$). Über den Skalenziffern 0 und 10 befindet sich je eine mit Gleichstrom gespeiste Glimmlampe (Helligkeit $0,02 \text{ Sb}$). Der Kopf der Vp ist durch eine Kinnstütze so festgelegt, daß die linke Glimmlampe bei relativ zum Kopf geradeaus gerichtetem Blick foveal fixiert wird. Störende Lichtreize aus dem — übrigens weitgehend abgedunkelten — Versuchsraum werden durch einen schwarzen Stofftrichter (ST) hinreichend abgeschirmt.

Die Vp hat die Anweisung, nach dem Verlöschen der linken Glimmlampe (Startsignal, vom VI betätigt) binokular zu der dauernd leuchtenden 16° rechts liegenden zweiten Glimmlampe (Ziel) hinüber zu blicken. Irgendwann während oder nach dieser Augenbewegung wird nun — gesteuert durch das EOG — ein Elektronenblitz gezündet, der für ca. $0,01 \text{ ms}$ eine rosettenförmige Reizfigur (Durchmesser 4 cm $\triangleq 1^\circ 10'$) auf der Expositionstafel in Höhe der Glimmlampen über einer beliebigen Zahl zum Aufleuchten bringt. Die Helligkeit der Rosette liegt auf einem festen Wert zwischen 5 und 50 Sb^3 , bei einer Variation von max. 20% über den einzelnen Skalenpositionen. Die Rosettenform wurde gewählt, um die Reizfigur gegebenenfalls auch über den Skalenpunkten 0 und 10, d.h. konzentrisch mit einer der beiden Glimmlampen, exponieren zu können.

² Von der Vp so eingestellt, daß die Ziffern gerade noch gut lesbar sind.

³ Entspricht einer retinalen Beleuchtungsstärke zwischen 25 und 250 Lux.

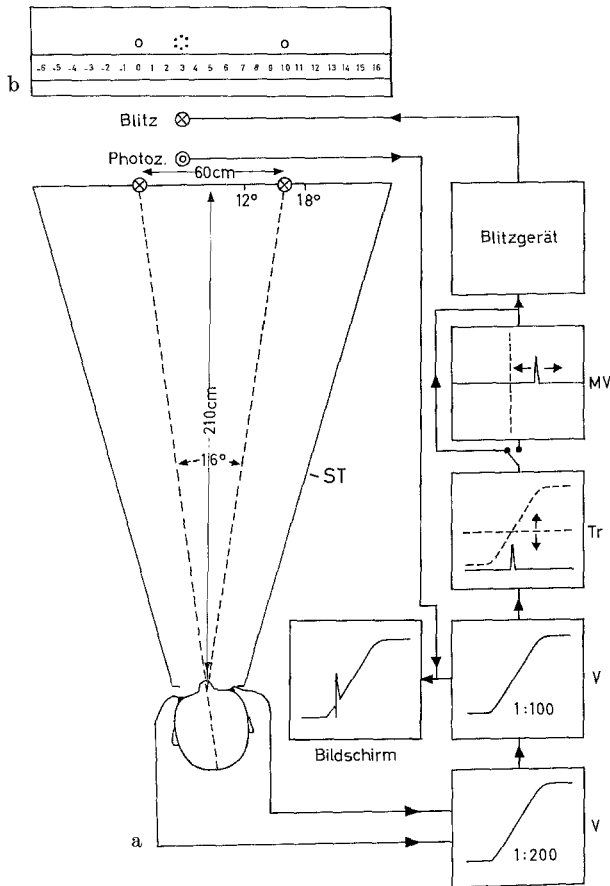


Abb. 1. a Schema der Versuchsanordnung. *ST* Stofftrichter, *V* Verstärker, *Tr* Trigger mit variabler Schwelle, *MV* Multivibrator mit variabler Haltezeit. Kreise mit eingeschriebenem liegendem Kreuz Glühlampen bzw. Elektronenblitzlampe. Die beiden Markierungen 12—18° kennzeichnen die ungefähre Ausdehnung des Blinden Flecks des rechten Auges in der Startposition. b Frontansicht der Expositionstafel mit zwei Glühlampen, Blitzrosette und Zahlenskala

Nach vollzogener Augenbewegung hat die *Vp* die Aufgabe, den Ort, an dem sie die Rosette wahrgenommen hat, in bezug auf die Zahlenskala möglichst genau anzugeben; der wirkliche Expositionsort ist ihr selbstverständlich nicht bekannt.

Die Auslösung des Blitzes wird durch folgende elektronische Anordnung gesteuert. Das Elektrodenpotential durchläuft zunächst einen hochohmigen, rauscharmen Gleichspannungs-Differenzverstärker, dem zur Nullpunktstabilisierung ein weiterer, einfacher Gleichspannungsverstärker kapazitiv (Zeitkonstante 10 s) angekoppelt ist. Der Ausgang des letzteren wird nunmehr auf einen Trigger (*Tr*) geschaltet, also auf eine elektronische Anlage, die die Eigenschaft hat, einen Spannungsstoß abzugeben, sobald ihre Eingangsspannung einen bestimmten (vom

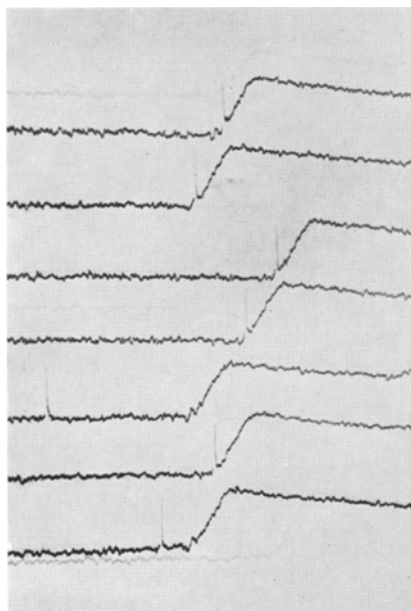


Abb. 2. Beispiel für eine Sakkaden-Registrierung. Die steil ansteigende Flanke jedes Kurvenzuges entspricht der Augenbewegung; die auf der Flanke befindliche Zacke stammt von der Photozelle, und zwar markiert die Unterbrechung des Kurvenzuges vor der Zacke den Zeitpunkt der Blitzauslösung. In den Kurven 5 und 7 wurde der Blitz durch Rauscheinflüsse bereits vor Beginn der Sakkade gezündet, ein Zeichen, daß die Triggerschwelle im unteren kritischen Bereich liegt

VI einstellbaren) Schwellenwert überschreitet. Dieser Impuls erregt einen monostabilen Multivibrator (*MV*), welcher seinerseits nach einer — wiederum vom VI variierbaren — Latenzzeit (3—100 ms) einen verzögerten Impuls abgibt. Dieser löst den Elektronenblitz aus.

Das Prinzip der dargestellten Methode besteht also darin, daß die Blickbewegung der *Vp* selbst den Blitz auslöst; der VI bestimmt lediglich die Zeitspanne, die vom Beginn der Sakkade bis zur Exposition der Rosette verstreichen soll, sowie den Ort der Exposition in bezug auf die Zahlenskala.

Die Zwischenschaltung des Multivibrators ist deshalb zweckmäßig, weil der vom Trigger abgegebene Impuls verständlicherweise nur zwischen den beiden Knickstellen des EOG-Potentials, also nur *während* der Augenbewegung, auslösbar ist; es bestand aber von vorn herein die später durchaus bestätigte Vermutung, daß auch und gerade am Ende bzw. kurz nach der Blickbewegung untersuchenswerte Phänomene auftreten würden. Hierfür eben dient der Multivibrator, der auch noch eine kontrollierte Blitzauslösung bis etwa 100 ms nach Ende der Sakkade möglich macht. Da andererseits die minimale Verzögerungszeit des *MV* 3 ms beträgt, wird dieser, um nicht unnötig Zeit zu verschenken, für die Untersuchung des Anfangsbereichs der Sakkade überbrückt (vgl. Abb. 1); in diesem Fall dient der Triggerimpuls selbst zur Zündung des Blitzes.

Eine im Übersichtsbild nicht eingezeichnete Hilfsschaltung sperrt den Blitz nach einmaliger Auslösung jeweils solange, bis der VI die Sperre wieder aufhebt.

Diese Anordnung verhindert unerwünschte Mehrfachzündung durch Rauscheinflüsse oder durch kleine Augenbewegungen zwischen den Versuchen.

Das EOG wird, überlagert mit dem Impuls einer am Blitzgerät befindlichen Photozelle, auf einem Speicheroszillografen zeilenweise registriert und nach jeweils 6—7 Versuchen photographiert (Abb. 2).

Auswertung

Zur Auswertung wurden die Aufnahmen in geeignetem Maßstab vergrößert, in ein Koordinatensystem übertragen (Ordinatenwert 0 = initiale Blickrichtung) und ausgemessen. Die Glättung der Rausch-Störungen erfolgte nach Augenmaß.

Da sich der Beginn der Blickbewegung wegen der Anfangskrümmung nicht genau bestimmen ließ, wurde an die aufsteigende Flanke des Sakkadenzuges die — wiederum ohne größeren Fehler anschaulich abschätzbare — Wendetangente gelegt und deren Schnittpunkt mit der Abszisse als Zeitpunkt Null definiert. Die Abszisse der Blitzmarkierung, bezogen auf diesen Nullwert, ergab den *Expositions-moment*. Dabei erwies sich eine Quantelung in Schritten von 3 ms als optimal.

Der Ordinatenwert der Blitzmarke gibt an, in welcher Momentanposition das Auge sich befand, welche Skalenziffer also gerade foveal abgebildet wurde, als die Rosette exponiert wurde. Da sich die Amplituden der einzelnen Sakkadenpotentiale jedoch während der Versuchszeit (mittlere Dauer einer Sitzung 45—60 min) teilweise systematisch veränderten (Potentialschwankungen auf Grund allmählicher Hautwiderstandsänderungen, Adaptationsänderungen usw.), wurde die Ordinate der Blitzmarkierung nicht absolut gemessen, sondern stets auf die gleich 10 (Teilstriche!) angenommene Gesamtamplitude der jeweiligen Sakkadenbewegung bezogen. Natürlich ist bei dieser Art der Auswertung vorausgesetzt, daß die Vp jedesmal einigermaßen genau bis zur Zielmarke geblickt hat, was aber in der Tat durch Kontrollexperimente (unter Ausnützung der von der Fovea zur Peripherie hin rasch abnehmenden Schärfe der gesehenen Rosette) bestätigt werden konnte.

Material

An insgesamt 12 Vpn wurden 2862 Einzelmessungen vorgenommen. Die Hälfte davon (1433) entfiel auf 4 Vpn (K. und D., weiblich; S. und N., männlich), die zeitlich in der Lage gewesen waren, sich für umfangreichere Versuchsserien zur Verfügung zu stellen. Von den letztgenannten waren 1283 Messungen, also etwa 90%, verwertbar; der Rest mußte wegen abnormen Verlaufs der registrierten Potentiale, mißglückter Blitzauslösung oder photographisch-technischer Mängel ausgeschieden werden.

Die nachfolgenden Darstellungen stützen sich in der Hauptsache auf die Befunde dieser 4 Vpn. Die übrigen Protokolle waren für eine gesonderte Interpretation zu lückenhaft; soweit erkennbar, bestätigen sie jedoch durchaus die Beobachtungen an den 4 Haupt-Vpn.

III. Ergebnisse

Der Hauptbefund, der sich aus sämtlichen Protokollen ergab, war, daß bei Reizdarbietung während, nach und kurz vor⁴ einer sakkadischen Augenbewegung tatsächlich und z.T. beträchtliche Verlagerungseffekte auftraten.

⁴ Gelegenheitsbeobachtungen bei vorzeitiger Blitzzündung durch Rauscheinflüsse.

Abb. 3—6 veranschaulichen dies für je eine zusammenhängend durchgeführte Versuchsreihe bei vier verschiedenen Vpn. Der Blitz wurde dabei jeweils an konstanter Stelle im Raum (über Skalenziffer 5) exponiert. Aus den Ordinatenwerten ist ersichtlich, bei welcher Skalenziffer die Vp den Blitz wahrnahm, die Abszisse kennzeichnet den Zeitpunkt der Blitzzündung.

Die punktierte horizontale Hilfslinie zeigt jeweils, wo der Blitz bei *idealer* Kompensation zu lokalisieren wäre — nämlich eben an seinem Ort, bei Skalenziffer 5. Angaben oberhalb bzw. unterhalb dieser Linie bedeuten Mit- bzw. Gegenverlagerung, also Über- bzw. Unterkompensation. Würde *überhaupt keine* Kompensation erfolgen, behielte die Netzhaut ihre Raumwerte während der Augenbewegung also einfach unverändert bei, so müßten die Angaben sämtlich auf dem *unteren* unterbrochenen Kurvenzug liegen. Eine Lokalisation gemäß der *oberen* unterbrochenen Kurve wäre umgekehrt zu erwarten, wenn die Umstimmung der Raumwerte bereits *vor Beginn der Sakkade* abgeschlossen wäre.

Die unterschiedlichen Symbole nehmen auf die Qualität der Antworten Bezug:

1. Ein kleiner *Kreis* entspricht einer genauen Ortsangabe (z. B. „6“ oder „—0,5“).

2. Konnte die Vp den Blitz nur innerhalb gewisser Grenzen lokalisieren (z. B. „zwischen 6 und 7“ oder „irgendwo zwischen 4 und 10“ oder „kurz vor 10“), so wurde dies durch einen entsprechend langen *Balken* dargestellt.

3. Durch *unausgefüllte* Kreise oder Balken wurden Ortsangaben gekennzeichnet, bei denen die Vp ausdrücklich den Charakter des Unbestimmten, Vagen, Zweifelhafte, wenig Überzeugenden und Eindringlichen der phänomenalen Lokalisation vermerkte.

4. Fehlten Angaben dieser Art im Protokoll, so wurden *ausgefüllte* Kreise bzw. Balken zur Darstellung verwandt⁵.

5. Ein schräg durchstrichener Kreis mit einem *Punkt* bzw. ein schraffierter Balken mit einem senkrechten *Strich* im Innern drückt aus, daß die Vp innerhalb der Blitzrosette ein „gelbes oder rotes Licht“ — offenbar von einer der Glimmlampen herrührend — bemerkte. Auf eine gesonderte Kennzeichnung des Bestimmtheitsgrades der Lokalisation (vgl. 3 und 4) wird dabei Einfachheit halber verzichtet.

6. Die *unterbrochenen Verbindungslinien* zwischen je zwei übereinanderliegenden Lokalisationsangaben bedeuten „doppelte Lokalisation“: Die Vp sah in diesem Fall nicht eigentlich zwei Blitze, sondern eher einen und denselben Blitz zwiespältig lokalisiert („ich könnte nicht sagen, ob er bei —1 oder bei 9 gewesen ist“).

7. Vom ebengenannten Phänomen anschaulich verschieden ist die separate Erscheinung eines Nachbildes an anderer Stelle („Blitz bei 1, außerdem war bei 11

⁵ Die Unterscheidung zwischen vollen und unausgefüllten Symbolen sollte nicht überbewertet werden. Das Fehlen einer Unbestimmtheitsangabe ist kein sicheres Kriterium für den tatsächlichen Bestimmtheitsgrad der zugrunde liegenden Wahrnehmung, zumal die Vpn, um Suggestivwirkungen zu vermeiden, zuvor möglichst wenig über etwa zu erwartende Phänomene aufgeklärt wurden. Umgekehrt wurden auch einschränkende Aussagen wie „unscharf“ oder „undeutlich“ durch unausgefüllte Symbole wiedergegeben, obwohl sich diese Angaben gelegentlich mehr auf eine verwaschene Artikulation der Figur selbst als auf ihre Lokalisation bezogen haben könnten.

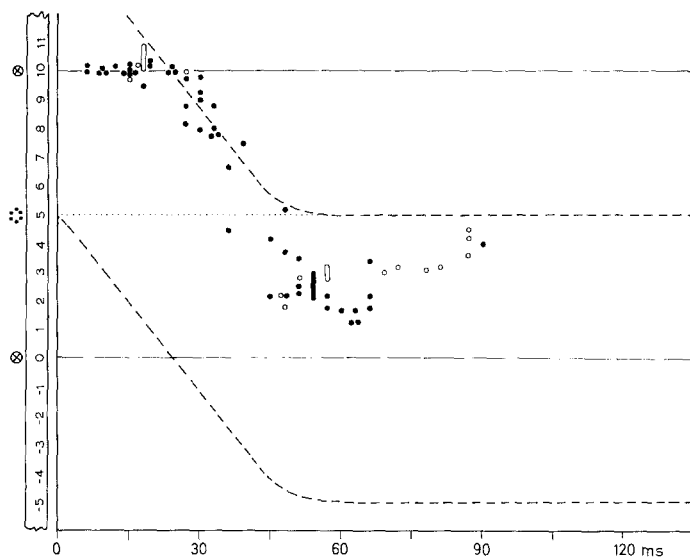


Abb. 3. Verlagerungseffekte bei kopffester Position der Rosette (Vp K.)

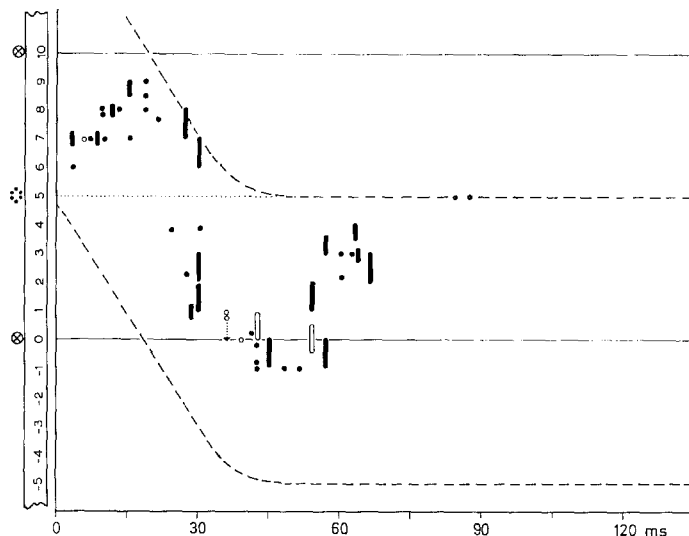


Abb. 4. Verlagerungseffekte bei kopffester Position der Rosette (Vp D.)

noch ein schwacher Lichtschimmer“); hier wurden deutlich zwei Objekte unterschieden. Das Nachbild wird durch einen Kreis oder Balken mit *unterbrochener Kontur* wiedergegeben; das Symbol der zugehörigen Blitzwahrnehmung ist *gestielt*.

8. Ein *punktierter*, auf Kreis oder Balken *hinweisender Pfeil* steht für phänomenale Bewegung („Der Blitz sprang von 10 auf 9“ oder „er kam irgendwie von links“).

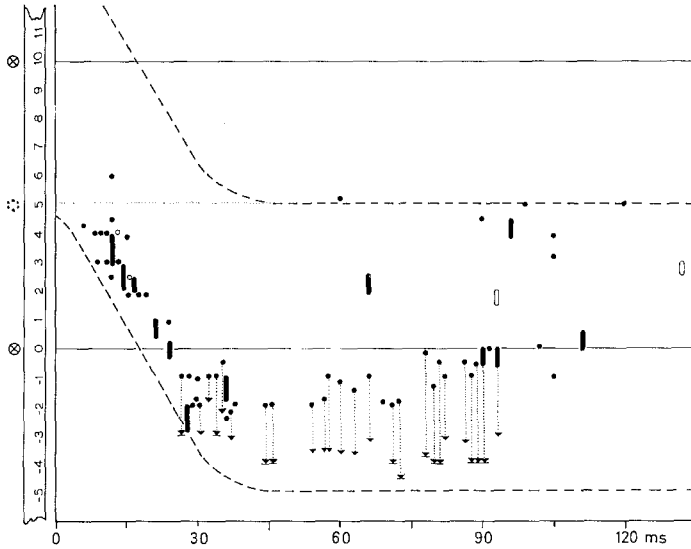


Abb. 5. Verlagerungseffekte bei kopffester Position der Rosette (Vp S.)

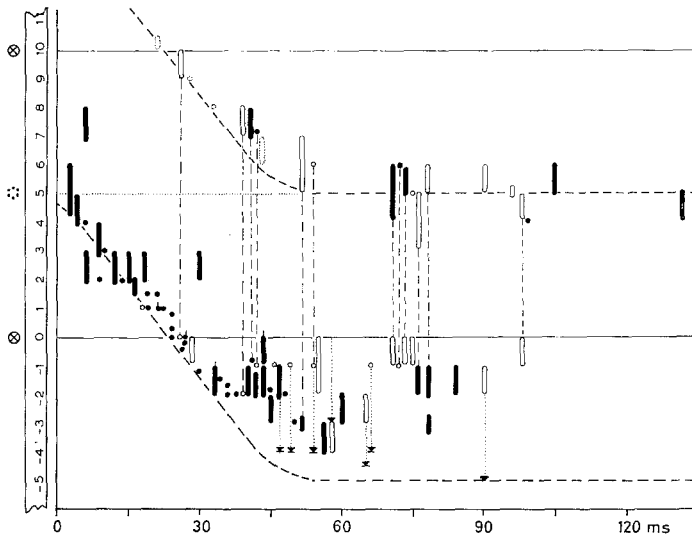


Abb. 6. Verlagerungseffekte bei kopffester Position der Rosette (Vp N.)

9. Ein *punktierter*, von Kreis oder Balken *wegweisender Pfeil* kennzeichnet folgendes eigentlich paradoxe Lokalisationsphänomen (vgl. etwa Abb. 5, 45. Millisekunde): Die Vp sieht beispielsweise den bei 5 exponierten Blitz bei der Skalenziffer —2. Sie meint ferner, daß die Zündung des Blitzes noch vor Beginn der Augenbewegung stattgefunden (!), daß die Blickachse im Expositionszeitpunkt also noch auf die Glühlampe über Ziffer 0 gerichtet war. Zugleich nun hat sie aber den Eindruck,

daß der Blitz etwa 4 Skalenteilstriche links von der Blickachse dargeboten wurde (was übrigens den tatsächlichen Verhältnissen in recht guter Annäherung entspricht). Natürlich lassen sich diese drei Lokalisationserlebnisse geometrisch nicht vereinbaren, und es resultiert daraus die paradoxe Wahrnehmung, der Blitz sei bei -2 exponiert worden, „eigentlich“ sei sein Abstand von der linken Glimmlampe aber „viel größer“. Gab die Vp eine numerische Abschätzung für diesen Abstand an (in Skalenteilstrichen), so wurde er durch einen kleinen *Querstrich* an der Pfeilspitze markiert.

Die Befunde bei den 4 Vpn wirken auf den ersten Blick etwas heterogen. Dieser Eindruck schwindet jedoch, wenn man von Abb. 4 ausgeht und die Ergebnisse der drei anderen Vpn als Varianten der dort erkennbaren Verlaufsform auffaßt.

Bei Vp D. erfolgt die anschauliche Verlagerung der Rosette im Anfangsabschnitt der Sakkade gleichsinnig mit der Blickbewegung. Die Reafferenz wird also überkompensiert, und zwar in anfangs zunehmendem, dann wieder abnehmendem Maß. Etwa 30 ms nach Sakkadenbeginn erfolgt ein Übergang zu Unterkompensation, die ihr Maximum nach weiteren 15–20 ms erreicht und danach allmählich verschwindet. Frühestens 70 ms nach Beginn der (ihrerseits nur 45 ms dauernden) Sakkade ist die Ortswahrnehmung wieder veridikale.

Abb. 3 zeigt praktisch denselben Verlauf, nur daß hier das Verhältnis von Über- und Unterkompensation stärker zugunsten ersterer verschoben ist. Als zusätzliches Phänomen fällt eine Art „Anschlag“ am Ort der rechten Glimmlampe (Ordinate 10) auf: Die Vp ist offenbar kaum in der Lage, den Blitz unter den gegebenen Bedingungen rechts vom Zielpunkt der Blickbewegung zu lokalisieren; der Werteverlauf erscheint daher in der 24. Millisekunde geknickt.

Bei Abb. 5 und 6 wiederum verlagert sich das Gewicht fast völlig auf die Unterkompensation. Von der initialen Überkompensation ist allenfalls ein Rudiment in der 12. bzw. 6. Millisekunde übriggeblieben. Der Werteverlauf schließt sich während der Augenbewegung eng an die untere unterbrochene Kurve an, welche, wie erinnerlich, den Grenzfall völlig fehlender Kompensation markiert. Der Übergang zur veridikalen Lokalisation erfolgt verzögert — erst nach 2–3facher Sakkadendauer. Als Sonderphänomene treten nunmehr das unter 9 (oben S. 195) beschriebene Lokalisationsparadox sowie — bei Vp N. — Doppellokalisationen und Nachbilderscheinungen auf.

Der in den Abb. 3 und 4 deutlich ausgeprägte Wechsel von anfänglicher Überkompensation zu späterer Unterkompensation — der ähnlich bei der Mehrzahl unserer Vpn auftrat — erscheint zunächst überraschend und schwer interpretierbar. Tatsächlich handelt es sich dabei jedoch um das Artefakt einer unzuweckmäßigen Darstellungsweise. Dadurch, daß in einem Schaubild nämlich jeweils diejenigen Versuche zusammengefaßt sind, bei denen die Rosette an konstanter Stelle relativ zur Zahlenskala

(und d.h. zum *Kopf*) exponiert wurde, werden — wegen der stattfindenden Augenbewegung — die Verhältnisse an verschiedenen *retinalen* Stellen miteinander verglichen. In der Abszisse variiert also nicht nur die Zeit, sondern (während der Sakkadendauer) auch der retinale Ort. Nun muß aber die Weise, in der die Raumwerte sich ändern, durchaus nicht für alle retinalen Stellen (z.B. für den fovealen und den peripheren Bereich) dieselbe sein. Es ist daher zweckmäßiger, nur solche Messungen miteinander zu vergleichen und gemeinsam graphisch darzustellen, bei denen sich die Rosette annähernd auf dieselbe retinale Stelle abgebildet hat.

Für Vp K., unsere am gründlichsten untersuchte Vp, ergibt sich bei dieser Darstellungsweise die Abbildungsreihe 7a—m. Diese kennzeichnet die zeitliche Veränderung des *Raumwertes* einer jeweils ganz bestimmten retinalen Stelle; hat irgendein Punkt darin also etwa die Abszisse 30 und die Ordinate 5, so bedeutet dies, daß ein 30 ms nach Sakkadenbeginn an der untersuchten retinalen Stelle gesetzter Reiz bei Skalenziffer 5, also ca. 8° rechts von der Medianebene des Kopfes wahrgenommen wurde. Der unterbrochen gezeichnete, sakkadenförmige Kurvenzug charakterisiert den Verlauf, den die Lokalisationsangaben der Vp hätten nehmen müssen, wenn in jeder Phase der Augenbewegung ideale Richtungskompensation herrschen würde. Der dreieckige Pfeilkopf am Anfang dieser Kurve bezeichnet den Raumwert, den die untersuchte retinale Stelle vor Beginn der Augenbewegung besaß. Da zu diesem frühen Zeitpunkt der Blick geradeaus gerichtet war — die einzige Stellung, in der retinale und Kopfkoordinaten sich decken —, gibt er damit zugleich die retinale Stelle an, um deren Raumwert es sich handelt. Der Raumwert, den dieselbe Retinastelle nach vollständig vollzogener Kompensation haben wird, ist durch das Dreieck rechts am Ende der unterbrochenen Kurve gekennzeichnet.

Die Länge der (vertikalen) Basis der Pfeildreiecke gibt die Ausdehnung der untersuchten Retinastelle an. Im allgemeinen beträgt sie eine halbe Skaleneinheit ($0,8^\circ$)⁶.

Bei dieser Darstellungsweise ergibt sich nun sogleich eine einleuchtende Erklärung für den scheinbar paradoxen Übergang von Über- zu Unterkompensation in Abb. 3: *Die Umwertung erfolgt an den verschiedenen Netzhautstellen verschieden rasch*, und zwar auf der zielabgewandten Netzhauthemisphäre gegen die Peripherie zu immer verzögerter⁷.

⁶ Natürlich sind die Angaben zur retinalen Reizlokalisation zusätzlich mit einer gewissen Unsicherheit behaftet, deren Betrag schwer abzuschätzen ist, die aber jedenfalls nicht größer sein kann als die (teilweise überraschend geringe) Streuung der Meßergebnisse.

⁷ Wenn im Folgenden von der „Netzhaut“ die Rede ist, so ist damit gegebenenfalls die zentralnervöse Repräsentation der Netzhaut auf jenem Niveau gemeint, auf dem die Umstimmung der Raumwerte erfolgt.

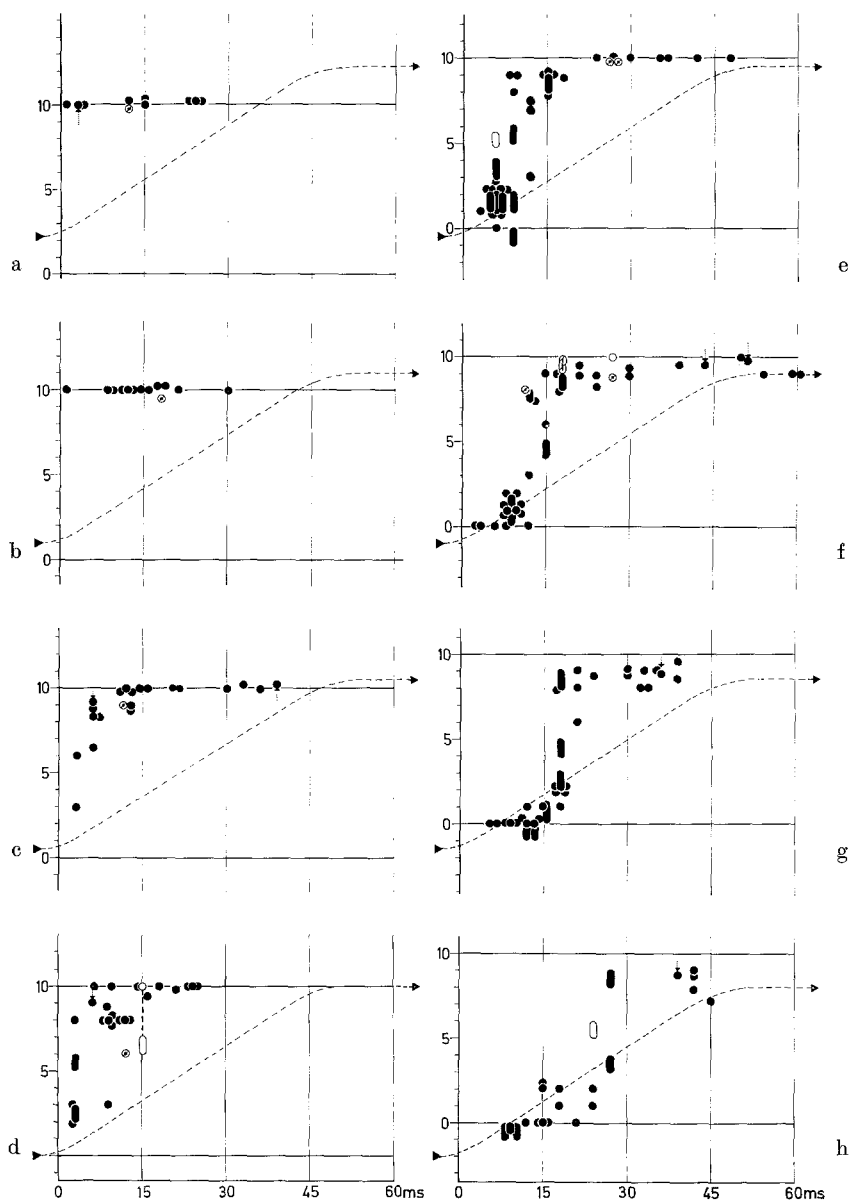
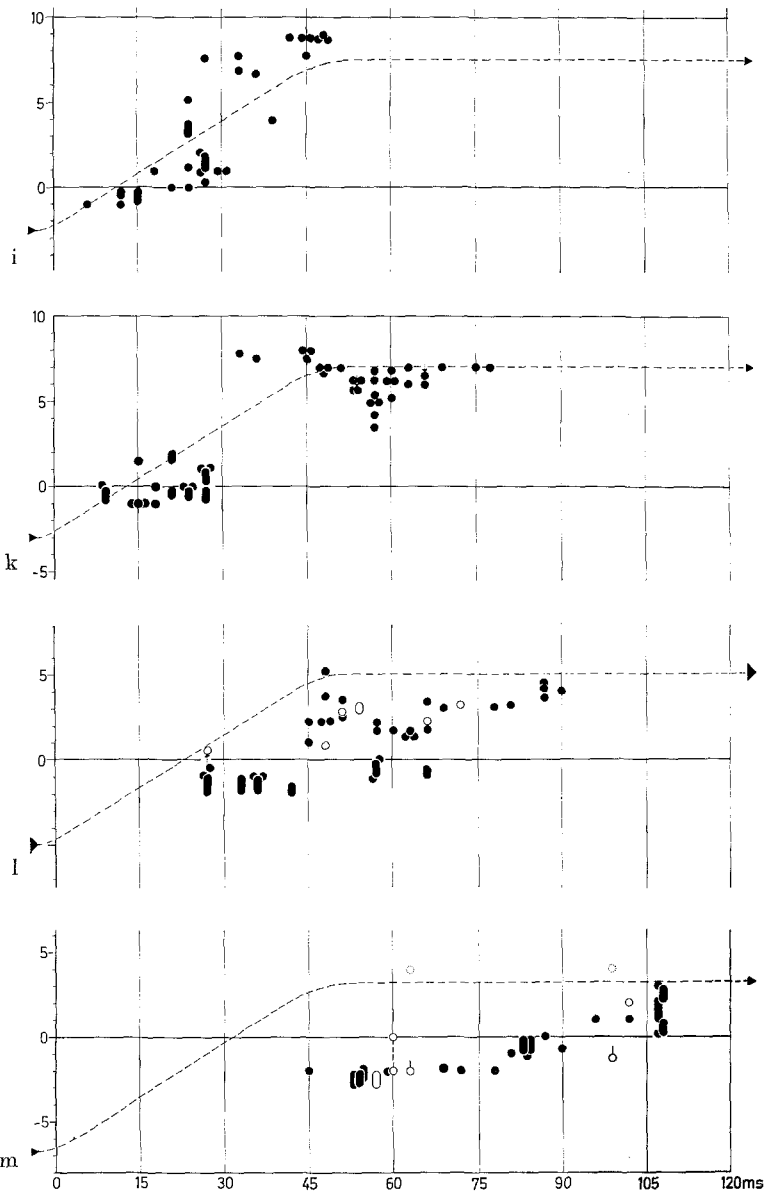


Abb. 7a—m. Verlagerungseffekte bei retinafester Position der Rosette (Vp K.). Ordinate wie in Abb. 3—6, Abszissenmaßstab gedehnt. Retinale Position der Rosette in Winkelgraden: a $+3,2$ bis $+4,0^\circ$, b $+1,2$ bis $+2,0^\circ$, c $+0,4$ bis $+1,2^\circ$, d $-0,4$ bis $+0,4^\circ$ (foveal), e $-1,2$ bis $-0,4^\circ$, f $-2,0$ bis $-1,2^\circ$, g $-2,8$ bis $-2,0^\circ$,



h $-3,6$ bis $-2,8^\circ$, i $-4,4$ bis $-3,6^\circ$, k $-5,2$ bis $-4,4^\circ$, l $-8,8$ bis $-7,2^\circ$, m $-11,2$ bis $-10,4^\circ$. Sämtliche Positionen liegen auf dem horizontalen Netzhautmeridian. Positives Vorzeichen = diejenige Netzhauthemisphäre, in die sich vor Beginn der Augenbewegung die Ziel-Glimmlampe abbildete (rechte Sehfelddhälfte). Zur

Symbolik vgl. die Erläuterungen S. 193 ff. sowie den laufenden Text

Dieser Befund bestätigte sich bei unseren sämtlichen Vpn. Das unterschiedliche Verhältnis von Über- und Unterkompensation in den Abb. 3—6 ergibt sich dabei einfach daraus, daß die Latenz, mit der die Umwertungsprozesse einsetzen, und die Geschwindigkeit, mit der sie verlaufen, interindividuell variabel sind. So vollzieht sich die foveale Umwertung etwa bei Vp D. (Abb. 8) bereits etwas später als bei Vp K. (Abb. 7d); bei Vp N. (Abb. 9b) aber überhaupt erst gegen Ende der Sakkade.

Abb. 8 und 9 liefern zugleich Beispiele für *Doppellokalisierungen* und *exzessiv unbestimmte Lokalisierungen* (vgl. Legende zu Abb. 8). Solche Phänomene treten

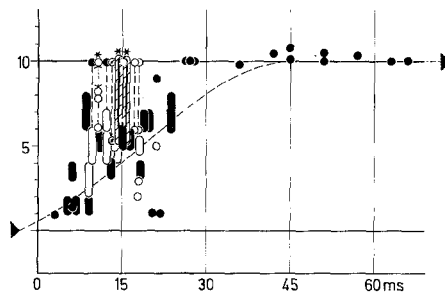


Abb. 8. Verlagerungseffekte bei retinafester Position der Rosette (Vp D.). Fovealer Bereich (Position $-0,8$ bis $+0,8^\circ$). Symbolik wie bei Abb. 7. Sonderphänomene: * 12. Millisekunde: „Rosette sprang von 8 auf 10 oder von 10 auf 8“. ** 15. Millisekunde, zweimal: „Rosette mit rotem Fleck in der Mitte, Lokalisation irgendwo zwischen 5 und 10. Es war, als hätte sich der Raum zwischen 5 und 10 kurzzeitig kontrahiert und gleich wieder ausgedehnt“

gehäuft so gut wie ausschließlich im foveanahen Bereich (ca. $\pm 4^\circ$) auf; lediglich bei Vp N. finden sie sich auch an sämtlichen untersuchten Stellen der zielabgewandten Netzhauthemisphäre. Mit dem Vorkommen von Doppellokalisierungen scheint die Tendenz zu einer *diskontinuierlichen Umschaltung* der Raumwerte einherzugehen (Abb. 9c). Diese Erscheinung war jedoch in unserem Gesamtmaterial lediglich bei Vp S. und N. vorherrschend; sie hatte ihre deutlichste Ausprägung wiederum in Foveanähe.

Es läge nahe, zu vermuten, daß die Umstimmung der Raumwerte an den verschiedenen retinalen Positionen um so später und langsamer erfolgt, je weiter die betreffende Netzhautstelle von derjenigen entfernt ist, auf der sich vor Beginn der Augenbewegung die Ziel-Glimmlampe abgebildet hatte. Zufolge dieser Annahme würde also der retinale Ort der Zielmarke den Umwertungsprozeß einleiten. Dies ist jedoch nicht der Fall: Der retinale Zielpunkt behält seinen ursprünglichen Raumwert noch verhältnismäßig lange — bei manchen Vpn länger als die Fovea.

Die Verhältnisse werden jedoch einfacher interpretierbar, wenn man vom Modell der retinafesten *Raumwerte* zu dem des über die Retina

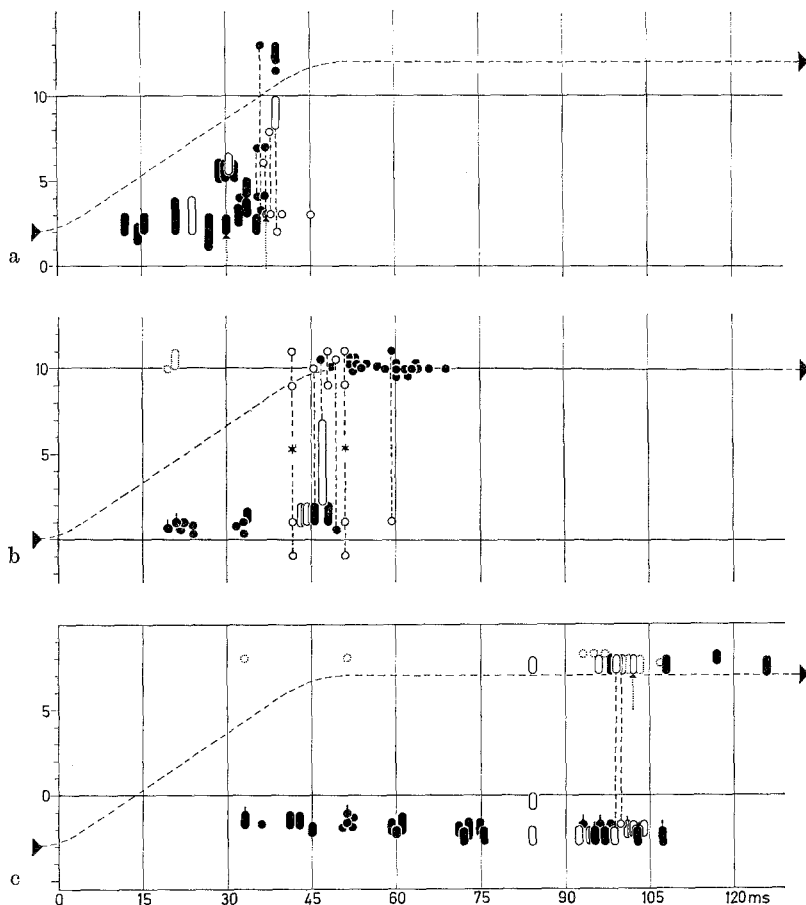


Abb. 9a—c. Verlagerungseffekte bei retinafester Position der Rosette (Vp N). a +2,4 bis +4,0°, b -0,8 bis +0,8° (foveal), c -5,6 bis -4,0°. Symbolik wie bei Abb. 7. Sonderphänomene: * Abb. 9b, 42. und 51. Millisekunde: „Rosette erschien einen Teilstrich rechts oder links von einer der beiden Glühlampen“

„wandernden“ lokalisatorischen *Bezugssysteme* (vgl. o. S. 187f.) übergeht (Abb. 10). Hierzu wurden aus den Protokollen sämtliche Antworten herausgesucht, bei denen die Vp die Rosette an einem bestimmten Skalenpunkt (z. B. bei 10) *gesehen* hatte. Diese Antworten wurden in der graphischen Darstellung durch ein einheitliches Symbol (z. B. ein schwarzes Dreieck) gekennzeichnet und so angeordnet, daß ihre Ordinate jeweils die gereizte Netzhautstelle und ihre Abszisse den Expositionszeitpunkt angibt. Die Häufungsgebiete gleichartiger Antworten wurden durch Schraffur gekennzeichnet.

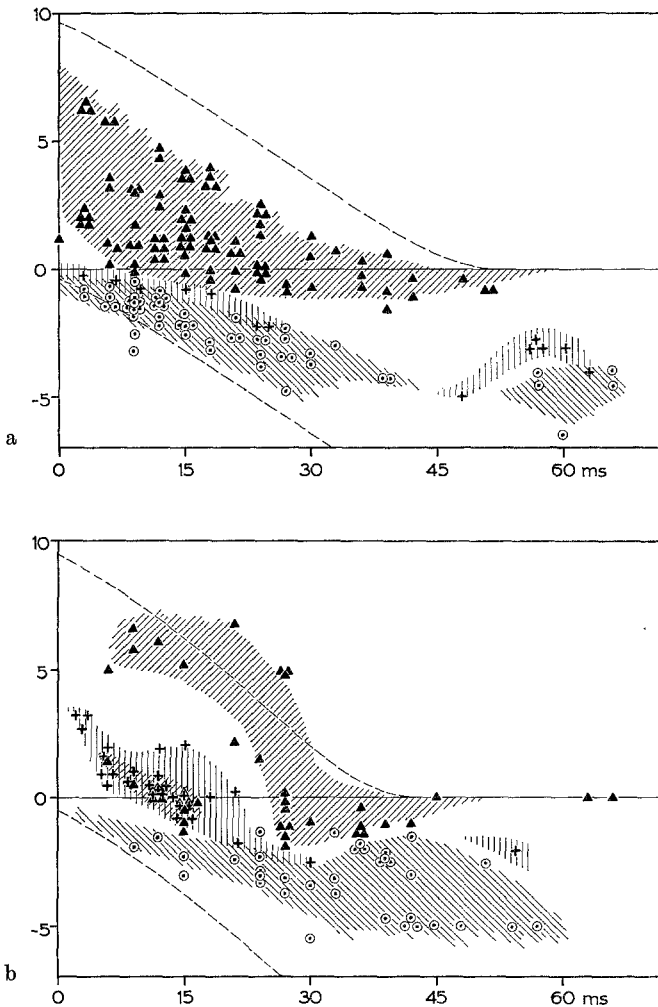


Abb. 10a u. b. Verschiebung von Stellen („Koordinaten“) des lokalisatorischen Bezugssystems über die Retina. a Vp K., b Vp D. Ordinate: Horizontaler Netzhautmeridian, gemessen in Skaleneinheiten ($\approx 1,6^\circ$); 0 = Fovea, +10 = Netzhautstelle, auf die sich vor Sakkadenbeginn die Ziel-Glimmlampe abbildete. Ausgefüllte Dreiecke und rechtsschräge Schraffur = Zielkoordinate (in diesem Bereich wurde die Rosette bei Skalenpunkt 10 wahrgenommen). Kreispunkte und links-schräge Schraffur = Startkoordinate (Wahrnehmung der Rosette bei Skalenpunkt 0). Kreuze und senkrechte Schraffur = Wahrnehmung der Rosette bei Skalenpunkt 5. Obere (bzw. untere) unterbrochene Kurve = Wanderung der Ziel- (bzw. Start-) Koordinate im Falle idealer Richtungskonstanz während der Sakkade. Bei Abb. 10b fällt auf, daß die Zielkoordinate im Bereich der Koordinate 5 eine „Insel“ bildet. Diese Werte waren bis auf eine Ausnahme entweder extrem unbestimmt oder paradoxe Doppellokalisationen

Hier wird nun in der Tat eine einfache Deutung der Umwertungsprozesse möglich, die in der sogleich folgenden generellen Formulierung für unsere sämtlichen Vpn zutrifft:

1. Das für die kopfbezogene Lokalisation retinaler Reize verantwortliche Bezugssystem transformiert sich nicht im Sinne einer starren, gleichzeitigen Parallelverschiebung aller seiner Koordinaten über die Netzhaut.

2. *Vielmehr wird die Transformation durch diejenige Koordinate eröffnet, in der sich vor Beginn der Augenbewegung die Zielmarke lokalisierte*; diese Zielkoordinate schwingt rasch in die Fovea ein, die übrigen Koordinaten folgen mit einer Verzögerung, die systematisch mit ihrem Abstand von der Zielkoordinate wächst. Nach der Sakkade entzerzt sich das Bezugssystem allmählich wieder.

3. Bei den meisten Vpn scheint das Bezugssystem während seiner Transformation vorübergehend außer metrischen auch *topologische* Veränderungen zu erleiden (Abreißungen und Überlappungen der Koordinaten, Inselbildung, vgl. Abb. 10 b). Diese für die Doppellokalisationen und diskontinuierlichen Umwertungen (s. o. S. 200) wichtigen Sonderphänomene bedürfen noch genauerer Untersuchung.

4. Außerdem scheint sich zumindest die Zielkoordinate während ihrer Wanderung flächig verbreitern zu können derart, daß sie vorübergehend mehrere Netzhautstellen zugleich bedeckt; sie kann jedenfalls bei Vp K. bereits foveanahe Netzhautgebiete erfassen, bevor sie sich von ihrer ursprünglichen Netzhautstelle löst.

Wenn man Abb. 10 gemäß der Legende als Darstellung des Verlaufs hypothetischer zentralnervöser Transformationsprozesse interpretiert, so ist zu beachten, daß sie eine *Zeitverschiebung* und wahrscheinlich auch eine *Verzerrung* enthält. Die Abszisse in Abb. 10 kennzeichnet nämlich den Moment des *Reizes*; die Antwort der Vp fixiert aber den Zustand, in dem sich der zentralnervöse Transformationsprozeß in einem *späteren* Zeitpunkt befindet, nämlich dann, wenn die Erregungsmeldung des Reizes diejenige Gehirnpartie erreicht hat, in der ihre Interaktion mit dem Bezugssystem stattfindet (vgl. Abb. 15 unten S. 215). Man hat also alle Werte der Abb. 10 um eine beträchtliche Spanne (mindestens ca. 30 ms = retinale Verarbeitungszeit nach MONNIER, 1952) nach rechts zu verschieben. Eine reine Parallelverschiebung wäre dabei aber auch nur dann gerechtfertigt, wenn für alle untersuchten retinalen Stellen die afferente Laufzeit gleichgroß wäre. Nun liegen aber Befunde von RUTSCHMANN (1966) vor, die letzteres zweifelhaft erscheinen lassen: Ein 30° peripher gebotener Lichtreiz muß demnach 30–70 ms früher exponiert werden, um im Mittel als gleichzeitig mit einem foveal gebotenen wahrgenommen zu werden. Falls diese Laufzeitdifferenz im wesentlichen *vor* der Interaktion mit dem Bezugssystem verursacht wird, so müßten wir die peripheren Ordinatenwerte der Abb. 10 noch beträchtlich viel weiter nach rechts verschieben als die fovealen (vgl. Schema Abb. 11). Dies hätte freilich zur Konsequenz, daß die Einwanderung der Zielkoordinaten in die Fovea noch rascher und die Abwanderung der Startkoordinate aus der Fovea noch zögernder verläuft als in der Abb. 10 eingezeichnet, so daß sich an den Befunden qualitativ nichts ändert.

Entsprechende Korrekturen müßten natürlich auch in den Abbildungsreihen 7 und 9 vorgenommen werden dergestalt, daß die Werte jedes Einzelbildes um einen konstanten, aber von Bild zu Bild wechselnden Betrag nach rechts zu verschieben wären. *Die vorliegenden Ergebnisse beweisen somit nicht, daß die Umwertung bereits vor der Sakkade beginnt.* Wenn MACKAY (1965, S. 639) unsere Befunde als Hinweise für die Outflow-Theorie (vgl. S. 205) wertet, so enthält diese Argumentation also eine Prämisse, die erst bei genauerer Kenntnis von τ geprüft werden kann.

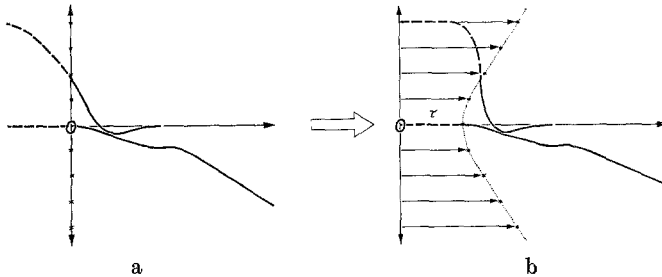


Abb. 11a u. b. Korrektur der Abszissenwerte von Abb. 10 (vgl. Text). Die obere bzw. untere Kurve stellt jeweils die Ziel- bzw. Startkoordinate des lokalisatorischen Bezugssystems dar (die flächige Erweiterung wurde einfachheitshalber weggelassen). a Darstellung wie in Abb. 10. Die Wanderung der Zielkoordinate scheint „vor der Sakkade“ zu beginnen. b Korrektur unter Berücksichtigung der (zur Netzhautperipherie hin anwachsenden) Laufzeit τ zwischen Reizdarbietung und Eintreffen der zugehörigen Erregungsmeldung auf dem zentralnervösen Verarbeitungsniveau. Dadurch wird die Ordinate von Abb. 11a nach rechts verschoben und gekrümmt (punktierter Linie in Abb. 11b). Die Wanderung des Bezugssystems beginnt jetzt erst im positiven Abszissenbereich, also nach Sakkadenbeginn, und sie erfolgt in der zielzugewandten Hemisphäre noch rascher und in der zielabgewandten noch langsamer als in Abb. 10 angegeben

IV. Diskussion

Die Tatsache der annähernden Richtungskonstanz bei Augenbewegungen hat seit Mitte des vorigen Jahrhunderts immer wieder das Interesse der Physiologen und Psychologen auf sich gezogen. Eine Fülle von Erklärungsversuchen wurde angeboten — so etwa von HELMHOLTZ, HERING, MACH, HILLEBRAND, HOFMANN, ROELOFS, v. HOLST und MITTELSTAEDT, MACKAY, um nur die bekanntesten Namen zu nennen.

Trotz mannigfacher Verschiedenheiten haben praktisch alle diese Ansätze eine Grundidee gemeinsam (vgl. dazu auch die Formulierung des „Kompensationsprinzips“ bei BISCHOF, 1966, S. 371 ff.). Man geht davon aus, daß die anschauliche Lokalisation der Sehdinge auf dem retinalen Ort der zugehörigen Reizkonfigurationen aufbaut. Diese primär retinale Lokalisation wird nun, so lautet die Annahme, durch eine zentralnervöse Parallelverschiebung in eine *kopfbezogene* Lokalisation transformiert. Da der Betrag dieser Koordinatenverschiebung, um

Raumkonstanz zu bewirken, wenigstens annähernd gleich dem Ausmaß der Augenbewegung sein muß, ergibt sich daraus die Notwendigkeit für den zentralnervösen Verrechnungsmechanismus, Information über die Blickweite zu gewinnen. Über die Herkunft dieser Information bestehen im wesentlichen vier verschiedene Auffassungen.

1. Nach der im angelsächsischen Schrifttum so genannten „inflow“-Theorie wird die Augenstellung über *Propriozeptoren* (Muskel- und Sehnenspindeln) in den äußeren Augenmuskeln gemessen (SHERRINGTON, 1918). Diese Annahme gilt heute als unhaltbar (LUDWIG, 1952a, b, vgl. aber GUREVITCH, 1959).

2. Die „outflow“-Theorie hingegen argumentiert, daß das Gehirn doch schließlich „weiß“, wohin das Auge sich bewegt, da es selbst das Kommando zu dieser Bewegung gegeben hat und bei der anatomischen Anordnung der Bulbi auch praktisch keine äußere Behinderung bei dessen Ausführung zu erwarten ist. Statt einer propriozeptiven Meldung könnte also auch eine Abzweigung des motorischen Kommandos zur Augenbewegung — HELMHOLTZs „Innervationsempfindungen“ bzw. v. HOLSTs „Efferenzkopie“ — als Kompensationsgröße fungieren. Die empirischen Argumente, die v. HOLST im Anschluß an ältere Vertreter der Outflow-Theorie anführt (Verlagerungstäuschungen bei äußerlich-mechanischer Bulbusverschiebung bzw. bei Blickintention während Augenmuskellähmung), sind nicht ganz so zwingend, wie der Autor annahm, ließen sich aber doch mit der Propriozeptoren-Hypothese nur recht mühsam vereinbaren.

3. Man kann noch einen Schritt weiter gehen und annehmen, daß nicht erst das efferente Kommando selbst, sondern schon die Verlagerung der *Aufmerksamkeit* im Wahrnehmungsfeld — die dann ihrerseits entsprechende okulomotorische Impulse zur Folge hat — die Spanne der Blickbewegung definiert und also alle für die Koordinatentransformation erforderliche Information enthält. Insofern weist also auch die — meist als Antithese zu HELMHOLTZ verstandene — „Aufmerksamkeitstheorie“ der Richtungslokalisation (HERING, HILLEBRAND, vgl. HOFMANN, 1925, S. 377) Züge auf, die sie gleichwohl mit der Outflow-Theorie verwandt erscheinen lassen.

4. Ein weiteres Argument führt schließlich MACKAY (1957, 1958, 1962, 1965) ins Feld. Es bezieht sich auf die physikalische Unwahrscheinlichkeit, daß ein ausgedehntes, reich gegliedertes Panorama sich in der Außenwelt als Ganzes starr verschiebt — noch dazu genau während einer sakkadischen Augenbewegung. Das Gehirn kann also eben-
sogut davon ausgehen, daß der Betrag der *retinalen Verlagerung des Gesamtreizfeldes* im Verlaufe einer Sakkade ein recht verlässlicher Indikator der Blickweite ist. Die Reafferenz könnte somit eigentlich auch *sich selbst kompensieren* oder, anders ausgedrückt: die nachgeordnete zentral-

nervöse Instanz brauchte retinale Ganzfeldverlagerungen, die sich im Zuge sakkadischer Blickbewegungen ereignen, überhaupt nicht zur Kenntnis zu nehmen, es würde genügen, das Retinabild einfach dort in das Erinnerungsbild des vor der Sakkade Wahrgenommenen einzulagern, wo es *inhaltlich* am besten hinpaßt.

In dieser extremsten Formulierung würde das Modell freilich keine Erklärung dafür bieten, wie sich der erlebte *eigene Körper und seine Teile* (incl. der Blickrichtung) in angemessener Weise zu dem Wahrgenommenen lokalisieren soll; und MACKEY geht in seiner Forderung auch nicht so weit. Als *zusätzliche* Hilfseinrichtung zum Ausgleich kleiner Kalibrationsfehler eines der vorgenannten Mechanismen scheint sein Prinzip aber in der Tat wirksam zu werden.

Wie läßt sich nun unser Hauptbefund, daß nämlich die Koordinate des Zielpunktes die Verlagerung des lokalisatorischen Bezugssystems einleitet und führt, in das Rahmenwerk dieser Hypothesen einfügen?

Gehen wir dazu von der Frage aus, was wir uns unter einem „Raumwert“ oder einer „Stelle in einem lokalisatorischen Bezugssystem“ überhaupt vorzustellen haben. MACKEY hat in plausibler Argumentation aufgewiesen, daß es sich dabei letztlich um einen organismischen Bereitschaftszustand (*state of readiness*) handelt, auf das jeweils Wahrgenommene in angemessener Orientierung *motorisch zu reagieren*. Man kann nun zeigen, daß selbst die vermeintlich einfachste Orientierungsreaktion, das *Hinblicken* auf einen Objektpunkt, nur in einem Systemzusammenhang verständlich werden kann, der bereits die Leistung der Richtungskonstanz involviert.

Zunächst freilich scheint es, als wäre die Fixationsregelung ein Prozeß, der sich allein in retinalen Koordinaten abspielen könnte (vgl. Abb. 12). Der Organismus brauchte nur in einem einfachen Regelkreis die „retinale Exzentrizität“ des Reizpunktes, also seinen Abstand (x) von der Fovea, zu messen und über ein blickmotorisches Zentrum B ein entsprechendes Kommando (m) an die Augenmuskulatur zu senden, die daraufhin die Blickachse y gerade um diesen Betrag verstellt und somit x zu Null macht: Das Objektbild fällt in die Fovea.

Bei genauerer Betrachtung zeigt sich aber, daß es so einfach nicht geht. Wie läßt sich die retinale Exzentrizität überhaupt messen? Unter normalen Wahrnehmungsbedingungen wird andauernd *jede* retinale Stelle durch irgendwelche Lichtwellen gereizt, die optische Afferenz ist dementsprechend vieldimensional. Es müssen zunächst Prozesse eigener Art stattfinden, damit sich in diesem Vielerlei irgend etwas als Zielpunkt der Blickbewegung qualifiziert. Die Gestalttheorie (METZGER, 1954, S. 175ff.) spricht von „Zentrierungsvorgängen“: Das afferente Erregungsmuster muß eine Art *Gewichtspröfil* ausbilden — teils auf Grund autochthoner Organisationsvorgänge, teils auch unter dem Einfluß eines

freien Eingangs w (vgl. Abb. 13), der (willkürlichen) *Aufmerksamkeit*. Im Zuge dieser Prozesse sollte sich in dem Gewichtsprofil ein absoluter *Gipfel* ausbilden, den wir den „afferenten *Hauptpunkt*“⁸ nennen wollen, und die retinale Position dieses Hauptpunktes entscheidet über die Auslösung einer Sakkade.

Nach der Blickbewegung muß sich dann, wenn die Aufmerksamkeit weiterhin denselben Teilinhalt anzielt, das Gewichtsprofil über dem

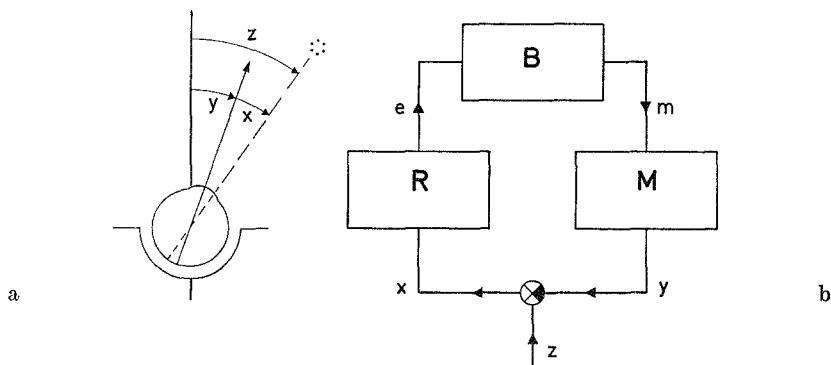


Abb. 12. a Zusammenhang zwischen Objektposition (z), Auslenkung der Blickachse (y) und retinaler Position des zugehörigen proximalen Reizes (x). Es gilt die Beziehung

$$x = z - y.$$

b Einfacher Fixationsregelkreis. Der retinale Reizort (x) wird von der Netzhaut (R) als „retinale Exzentrizität“ (e) an ein blickmotorisches Zentrum (B) gemeldet, von dort ergeht ein entsprechendes okulomotorisches Kommando (m) an die Augenmuskulatur (M), wodurch die Stellung der Blickachse (y) so verändert wird, daß sie mit der Objektrichtung (z) übereinstimmt. Dadurch wird $x = z - y = 0$ (foveale Fixation). Der in vier Quadranten unterteilte Kreis ist ein Subtraktions-symbol (mit dem Subtrahend am ausgefüllten Quadranten)

retinalen Feld neu ausbilden, und dieses Spiel wird sich solange wiederholen, bis der Hauptpunkt in die Fovea zu liegen kommt. Das Objekt wird dann klar erkannt, das Interesse erlischt, der Gipfel ebnet sich ein, irgendwo anders entsteht ein neuer usw.

Es ist nun die Frage, wie sich die Neubildung des Zentrierungsprofils nach der Augenbewegung vollzieht. Grundsätzlich wäre möglich, daß dann einfach noch einmal erneut all jene Organisationsvorgänge ablaufen, die vor der Sakkade das Profil entstehen ließen. Bei einer solchen Schaltung wäre keine retinale Stelle des Zweitbildes a priori für die Ausbildung des neuen Hauptpunktes prädestiniert. Es gibt aber doch eine Stelle, an der wir das Objekt der Aufmerksamkeit mit einiger

⁸ Anstelle des an sich naheliegenden, aber durch zu viele Nebenbedeutungen vorbelasteten Ausdrucks „Aufmerksamkeitsbrennpunkt“.

Wahrscheinlichkeit nach der Sakkade antreffen werden — nämlich die *Fovea*! Es wäre also plausibel, wenn vom okulomotorischen System *B* bei oder nach Auslösung der Sakkade eine Art *Vollzugsmeldung* (*v*) an das für die Zentrierungsvorgänge verantwortliche Teilsystem (*Z*) abgezweigt würde, welche daselbst den Hauptpunkt, wo immer er sich befinden möge, in die foveale Position zurückschnellen läßt. Zeigt sich

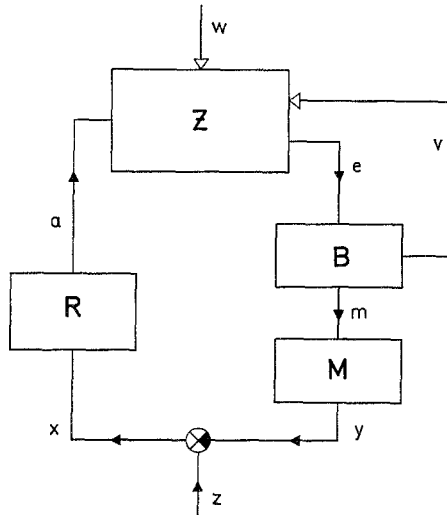


Abb. 13. Erweiterter Fixationsregelkreis. *Z* Zentralnervöse Instanz, in der unter Mitwirkung der willkürlichen Aufmerksamkeit (*w*) über der optischen Affferenz (*a*) ein Gewichtsprofil aufgebaut wird. *e* Exzentrizität des „Hauptpunktes“ (Abstand des Hauptgipfels des Gewichtsprofils von der Repräsentation der Fovea in *Z*). *v* Rückmeldung über die Auslösung einer sakkadischen Augenbewegung durch das blickmotorische Zentrum *B*. Sonstige Bezeichnungen und Symbole wie in Abb. 12

dann nach Artikulation des Zweitbildes, daß die Blickweite nicht ganz richtig bemessen war, daß das Aufmerksamkeitsobjekt also immer noch etwas exzentrisch steht, so kann der Hauptpunkt noch nachträglich um den (jedenfalls relativ kleinen) Differenzbetrag verlagert und eine Korrektursakkade ausgelöst werden. Abb. 13 zeigt das durch die letzte Annahme erweiterte Blockschaltbild. Wie man sieht, enthält sie also bereits für den Fall der bloßen Fixationsregelung eine Art „Efferenzkopie“ — allerdings ist diese nun zu einer binären Meldung reduziert: Sie signalisiert lediglich die *Tatsache*, nicht aber die *Weite* der Blickbewegung.

Der soeben skizzierte Prozeß enthält jedoch noch immer Unklarheiten. Was bedeutet es, wenn wir oben S. 207 voraussetzten, die Aufmerksamkeit „ziele nach der Sakkade weiterhin denselben Teilinhalt

an?“ Wie kann sie das, insbesondere, wenn es sich bei diesem Teilinhalt um einen biologisch völlig irrelevanten Gegenstand handelt wie etwa die rechte Glimmlampe in unseren Versuchen? Offensichtlich müssen wir doch nach der Sakkade das Zielobjekt *wiedererkennen* können, dem vor der Sakkade — an anderer retinaler Stelle! — unsere Aufmerksamkeit gegolten hat. Es muß also auf irgendeine Weise noch ein *Speichervorgang* beteiligt sein.

Und in der Tat: Wenn wir auf das „Retinabild“ reflektieren, indem wir starr einen bestimmten Punkt unserer Umgebung (etwa einen Buchstaben des vorliegenden Textes) fixieren und uns Rechenschaft darüber geben, was wir in dieser Situation wirklich sehen, und wie wir es sehen, so fällt unmittelbar auf, um wieviel reichhaltiger, differenzierter und umfassender im Vergleich damit die normale, naive Wahrnehmungswelt angelegt ist. Unsere Wahrnehmung wäre unerträglich ärmlich und eingeengt, wenn sie inhaltlich und strukturell in jedem Moment strikt auf das beschränkt bliebe, was die Retina aktuell meldet. Tatsächlich kann davon keine Rede sein: Was uns an anschaulicher Wirklichkeit umgibt, und zwar wohlgemerkt im phänomenalen Modus des *Angetroffenen*, nicht etwa des nur Vorgestellten oder Gedachten (vgl. METZGER, 1954, S. 31ff.), baut sich gleichwohl zum weitaus überwiegenden Teil aus *erinnerter* Information auf: Die physiologische Basis unserer Wahrnehmungswelt ist ein Speicher. Ein Speicher freilich, der durch einen dauernden „Wartungsdienst“ auf aktuellem Stand gehalten wird: Ist an irgendeiner Stelle ein Inhalt allzusehr verblaßt oder unklar, oder erreicht uns aus dem peripheren Sinnesfeld die vage Impression einer Veränderung, so richten wir den Blick dorthin.

Das bedeutet zweierlei. Es bedeutet erstens *phänomenologisch*, daß in der anschaulichen Welt der „Blickpunkt“ oder „Blickstrahl“ — wie immer wir es erleben mögen — an die interessierende Stelle wandert⁹. Und dies hat zweitens *funktional-physiologisch* zur Folge, daß die entsprechende Stelle der physikalischen Außenwelt vermittels einer okulomotorischen Reaktion in jenem engen Bereich der Netzhaut zur Abbildung gebracht wird, an dem allein eine wirklich scharfe und differenzierte Perzeption vermittelt werden kann. Was uns sodann die optische Affferenz an neuer Information liefert, wird so organisch wie möglich in jene offene Stelle des Wahrnehmungsraumes eingepaßt.

Wir haben die Abb. 13 also nochmals zu erweitern, und zwar durch Hinzunahme eines Teilsystems *S* (Speicher), in dem sich eben jene

⁹ Der phänomenale „Blickstrahl“ *wandert* in der Tat (z.B. beim Lesen) kontinuierlich gleitend, — im Unterschied zur zugeordneten Okulomotorik. Wäre dies nicht so, dann hätte es schwerlich bis zur Schwelle unseres Jahrhunderts gedauert, ehe der tatsächlich durchwegs sakkadierte Verlauf der Lesebewegung entdeckt werden konnte.

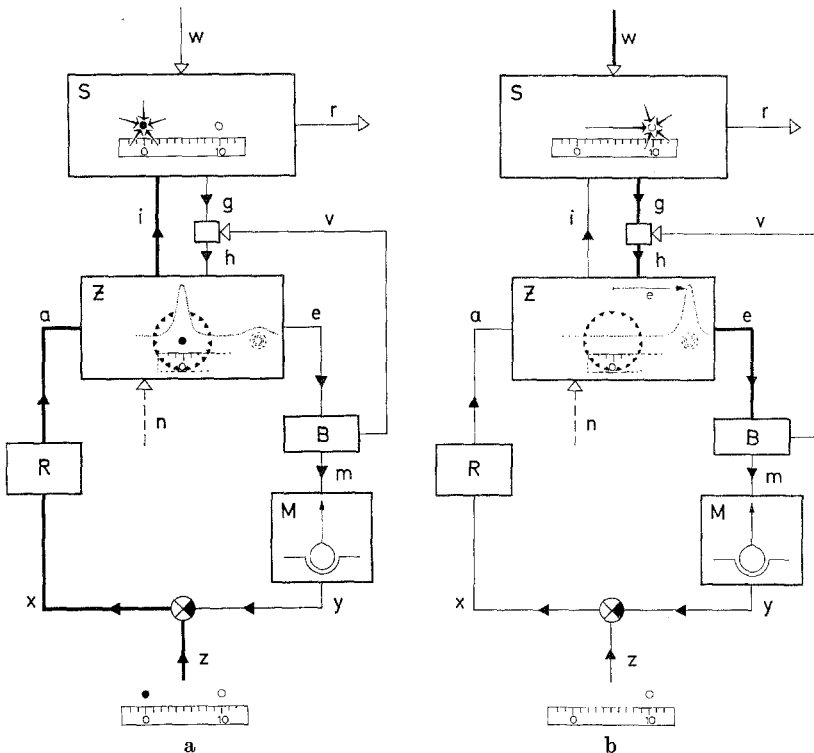


Abb. 14a—d. Vollständiges Modell der Fixationsregelung, zugleich Modell für Richtungskonstanz. *Skizze in Block Z*: Zentralnervöse (vorbewußte) Repräsentation der retinalen Afferenz; Kranz = schematische Grenze der fovealen Afferenz; punktierte Kurve = Gewichtsprofil (orthogonal zur Ebene von Z zu denken). — *Skizze in Block S*: Bewußte Wahrnehmung; Pfeilkranz = phänomenaler Blickpunkt; *r* verbale Reaktion der Vp auf das Wahrgenommene. Für alle übrigen Symbole vgl. die Legenden zu Abb. 12 und 13 sowie den laufenden Text; dort auch Erläuterung der vier Phasen

physiologischen Vorgänge abspielen sollen, welche unmittelbar die Wahrnehmungswelt fundieren (Abb. 14).

Hierbei entsteht nun aber das Problem der *Lokalisation*: Das sukzessiv Gespeicherte muß ja in richtige räumliche Beziehung zueinander gesetzt werden. Das Bezugssystem für diese Lokalisation ist dabei von der Natur ökonomischerweise so gewählt worden, daß jeweils die meisten der gespeicherten Objekte darin *ruhen* („absolute Lokalisation“, vgl. zur Geschichte dieses Begriffes BISCHOF, 1966, S. 309 ff.). Speziell in unseren Versuchen gehört zu diesen anschaulich ruhenden Objekten auch der eigene Körper einschließlich des Kopfes, so daß wir im Vorangehenden einfachheitshalber von „Kopfkoordinaten“ sprechen konnten,

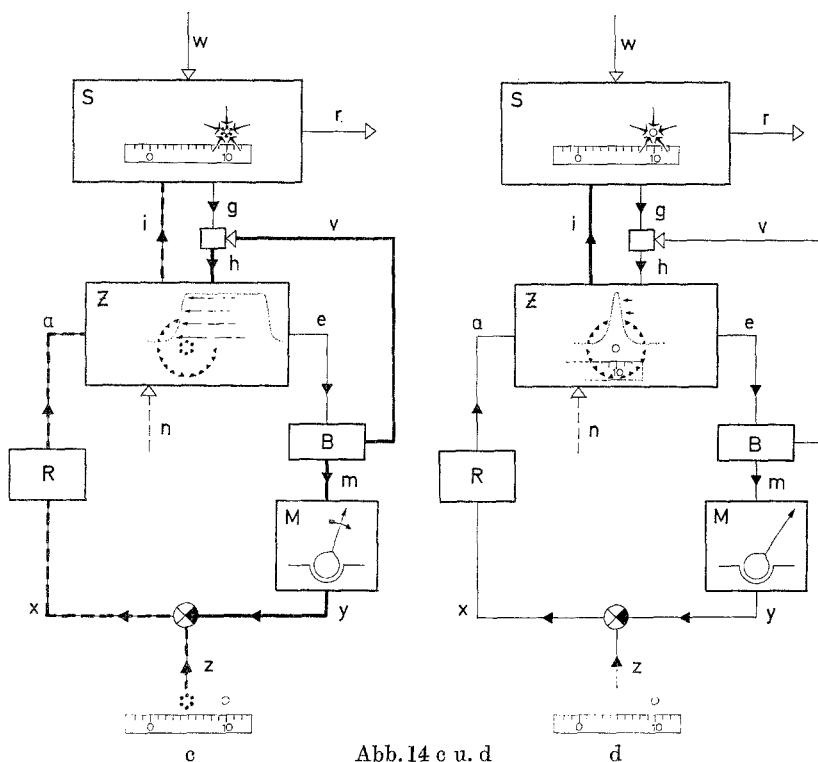


Abb. 14 c u. d

wo eigentlich absolute räumliche Koordinaten gemeint waren. Lediglich die Augen — genauer: das, was von ihnen phänomenal repräsentiert ist, nämlich in der Hauptsache der „Blickstrahl“ und seine Verankerung im Objektfeld, der „Blickpunkt“ — sind im räumlichen Bezugssystem von *S variabel* lokalisiert; der Blickpunkt kann wandern. Im zentralen, noch vorbewußten Organisationsfeld *Z* der retinalen Afferenz ist es hingegen die Objektrepräsentation, die sich bei jeder Blickbewegung verlagert. Und das Problem der „Richtungskonstanz bei Blickbewegungen“ stellt sich in Form der Frage, wie der Inhalt von *Z* sachgerecht in den Inhalt von *S* eingeordnet wird.

Unsere hypothetische Antwort darauf lautet: Der Inhalt von *Z*, die afferenten Erregungskonfigurationen also, lokalisieren sich in bezug auf den Gipfel ihres Zentrierungsprofils, den *Hauptpunkt* (vgl. o. S. 207). Dieser seinerseits wird bei Übertragung des Retinabildes in den Speicher (Prozeß *i* in Abb. 14) an den *Blickpunkt* lokalisiert. Zugleich besteht zwischen Blickpunkt und afferentem Hauptpunkt auch eine gegenseitige Koppelung (*g* und *h*): Wenn der Blickpunkt, z.B. unter dem Einfluß willkürlicher Aufmerksamkeitsverlagerung (*w*), im Feld *S*

wandert, nimmt er den Hauptpunkt mit. Hingegen führen Verlagerungen des Hauptpunktes in Z , die auf Grund des o. S. 208 eingeführten Prozesses v stattfinden, per se nicht¹⁰ zu einer Umlokalisation des Blickpunktes.

Wir erläutern das Prinzip sogleich an Hand des von uns durchgeführten Versuchs (Abb. 14a—d)¹¹.

a) Zu Beginn des Versuchs ruht der Blickpunkt (Pfeilkranz in Block S) auf der Position der linken Glimmlampe. Das Auge blickt geradeaus ($y=0$). Die linke Glimmlampe bildet sich auf der Fovea ab; zugleich ist über ihr der Gipfel des Gewichtsprofils (= aff. Hauptpunkt) ausgebildet; weiter peripher zeichnet sich undeutlich die rechte Glimmlampe ab (Skizze in Block Z). Nun erlischt die linke Glimmlampe (der Momentanprozeß des Erlöschens ist durch die schwarze Ausfüllung des Glimmlampensymbols angedeutet). Dieser Vorgang (z) verändert die Reizsituation (x) auf der Netzhaut, wird afferent gemeldet (a), in Z repräsentiert und von dort aus über i schließlich in S an die Stelle des Blickpunktes lokalisiert.

b) Nunmehr verlagert sich unter Einwirkung willkürlicher Aufmerksamkeit (w) der Blickpunkt in S an die Stelle der rechten Glimmlampe. Synchron damit kommt es zu einer gleich weiten Verlagerung des Hauptpunktes in Z ; es entsteht eine überschwellige Exzentrizität (e) des Hauptpunktes, die als Kommando an das okulomotorische Zentrum B weiterläuft.

c) In B wird nun das Kommando (m) zu einer sakkadischen Augenbewegung errechnet und an die Augenmuskulatur (M) gesandt; diese beginnt, es auszuführen. Zugleich ergeht von B aus eine Vollzugsmeldung v an Z , welche daselbst den Hauptpunkt in die Fovea zurückschnellen läßt. Während sich unter normalen Umständen in dieser Prozeßphase auf der rasch bewegten Retina keine klaren Reizkonturen abzeichnen

¹⁰ Vgl. dazu aber u. S. 213 Anm. 12.

¹¹ In den Blockschaltbildern bezeichnen (*gepfeilte*) *Linien* Zeitvariable und *Blöcke* Wirkungsbeziehungen zwischen Zeitvariablen (bzw. Teilsysteme, welche für die Gewährleistung dieser Wirkungsbeziehungen verantwortlich sind). Die Pfeilrichtung legt die Abhängigkeitsbeziehung (Wirkungsrichtung) der Variablen fest, d.h. sie zeigt an, welche von zwei durch einen Block verbundenen Variablen als (unabhängige) Eingangs- bzw. (abhängige) Ausgangsgröße fungiert. Zusätzlich zu dieser in der Regelungstheorie gebräuchlichen Symbolik werden in Abb. 14 aus Gründen der Anschaulichkeit folgende Darstellungsmittel verwandt: 1. In einige Blöcke sind Skizzen zur Erläuterung der *Ausgangsgrößen* der Blöcke eingezeichnet. 2. Zur Kennzeichnung der Prozeßstadien steht statt eines einzigen Blockschaltbildes eine Serie von solchen, wobei jeweils die Liniensymbole derjenigen Variablen, an denen sich eine *Veränderung* vollzieht, dick gezeichnet sind. Vgl. im übrigen zur kybernetischen Terminologie und Symbolik auch BISCHOF (1966, S. 357 ff.).

können, wurde in unseren Versuchen gerade jetzt der Blitz gezündet. Die dadurch ausgelösten Prozesse sind also gewissermaßen artifiziell und werden daher in Abb. 14 durch unterbrochene dicke Linien symbolisiert. Das Bild der Rosette repräsentiert sich nun — wir wollen annehmen, foveal — in Z gerade während der Zurückschaltung des Profilgipfels. Falls dieser die Fovea bereits erreicht hat, wird die Rosette in S gerade an den Blickpunkt lokalisiert werden — also auf die rechte Glimmlampe.

d) Nach vollzogener Augenbewegung liegt der Hauptpunkt in Z wieder foveal. Erst jetzt bildet sich normalerweise auf der Retina wieder ein klar konturiertes Reizbild aus, mit der rechten Glimmlampe (annähernd) in der Fovea. Die entsprechende Erregungskonfiguration wird — gemäß ihrer Lage relativ zum Hauptpunkt — über i an den Blickpunkt in S lokalisiert.

In dieses Modell lassen sich die Überlegungen MACKEYS (s. o. S. 205 f.) organisch einarbeiten. Falls nämlich die Sakkade auf Grund von Eichfehlern nicht genau die richtige Weite hatte, wird das Bild der rechten Glimmlampe nicht genau am Hauptpunkt in Z repräsentiert werden, sondern etwas daneben. Normalerweise, d. h. bei einigermaßen reich strukturiertem Gesichtsfeld und nicht extrem weiter Blickwendung, müßten nunmehr in S *Inkongruenzen* entstehen: Die Information (i) über das Zweitbild „paßt“ nicht genau an die vorgesehene Stelle in S , sie ist gegenüber der Information, die dort schon vom Erstbild her gespeichert war, etwas parallelverschoben. Dies *kann* dazu führen, daß anschaulich eine *Verlagerung* erlebt wird, und zwar dann, wenn der Blickpunkt aus irgendwelchen Gründen in S -Feld besonders starr verankert ist. Wenn wir aber zulassen, daß er normalerweise etwas „Spiel“ hat, und daß ferner zwischen Zweitbild und vorherigem Speicherinhalt eine Art „Fusionsdruck“ besteht, so könnte sich die Inkongruenz auch einfach dadurch erledigen, daß die *Lage des Blickpunktes* in S nachträglich geringfügig korrigiert wird: Man wird gewahr, daß man eben nicht genau an die Stelle der rechten Glimmlampe geblickt hat¹². Je nach Situation kann dann sogleich eine genauere Justierung des Blickpunktes auf die Glimmlampe nachfolgen und eine Korrektursakkade ausgelöst werden (vgl. o. S. 208).

Nur in Parenthese sei vermerkt, daß das entwickelte Modell ferner auch eine einfache Möglichkeit zur Auslösung von Sakkaden-Serien vorsieht, wie sie als sog. *rasche Nystagmusphasen* bekannt sind. Man braucht nämlich nur anzunehmen, daß zu diesem Behuf eine weitere Eingangsgröße (n) direkt auf Z wirkt und dort die Ruhe-Lage des Hauptpunktes etwas exzentrisch macht. Diese Exzentrizität würde einen Dauerreiz auf das okulomotorische Zentrum B ausüben und dasselbe fortgesetzt zu Sakkadensprüngen anregen; die Vollzugsmeldung v bliebe in diesem Fall wirkungslos, da sie n überhaupt nicht erreicht. Allerdings müßte dann — sofern nach wie vor die mit dem Hauptpunkt koinzidierende retinale Afferenz an den Blickpunkt in S lokalisiert wird — ein foveal abgebildetes Objekt während einer Nystagmenserie *neben* dem Blickpunkt wahrgenommen werden. Genau dies wird aber auch in der Tat beobachtet: Ein genau foveales, punktförmiges Nachbild in

¹² Dies wäre die einzige Form, in der unser Modell eine — je nach Struktur — von i unterschiedlich starke — Einflußnahme von Z auf die Lage des Blickpunktes in S vorsieht, vgl. o. S. 212 Anm. 10.

dunklem Umfeld lokalisiert sich während des vestibulären Nystagmus so, daß man vermeint, in Richtung der raschen Nystagmusphase *an ihm vorbeizublicken* (HOFMANN, 1925, S. 383).

Im Rahmen des dargestellten Modells beschreiben unsere Versuchsergebnisse die Vorgänge in Block Z während des Stadiums c) in Abb. 14. Die ausgefüllten Dreiecke in Abb. 10 (o. S. 202) charakterisieren speziell den *Rückschwing des Hauptpunktes in die Fovea* — denn der Hauptpunkt ist es ja, der voraussetzungsgemäß stets an den Blickpunkt in S (Zielkoordinate!) lokalisiert wird. Da die übrigen Stellen von Z sich räumlich jeweils an der momentanen Lage des Hauptpunktes orientieren sollen, wird ihre Umlokalisierung in S hinter der des Hauptpunktes auch immer etwas „nachhinken“, wodurch sich zwanglos der Primat der Zielkoordinate beim Umwertungsprozeß erklärt.

Da sich die Zielkoordinate im Verlauf der Umwertung vorübergehend flächig verbreitert, wurde in Abb. 14c unterstellt, die linke Flanke des Profilgipfels bewege sich rascher auf die Fovea hin als die rechte, der Hauptpunkt erweitere sich also kurzfristig zu einem Plateau. Auch die bei einigen Vpn beobachtete „Kontraktion“ des Wahrnehmungsraumes (vgl. Legende zu Abb. 8 sowie die Befunde von MATIN u. PEARCE, 1965) ließen sich durch Verformungen solcher Art plausibel machen. Doch sind soweit ins Einzelne gehende Spekulationen vorerst noch verfrüht.

Ein besonderes Wort gebührt jedoch den oben (Abb. 8 u. 9) beschriebenen *paradoxen Doppellokalisierungen*. Dieses Phänomen gibt Anlaß, angesichts unserer Befunde eine zunächst überraschende Frage zu stellen, die Frage nämlich, wie Versuchsergebnisse von der Art der in Abb. 7 dargestellten überhaupt möglich sind.

Das Problem sei durch Abb. 15 verdeutlicht. In einem bestimmten Zeitpunkt t_x werde an einer definierten Retinastelle ein Lichtreiz gesetzt (Abb. 15a). Dieser erzeugt nun in der optischen Afferenz nach einer Latenzzeit von etwa 30 ms (vgl. MONNIER, 1952) einen Entladungsstoß (Abb. 15b)¹³. Auf dem Niveau Z wird dieser Entladungsstoß nun an entsprechender Stelle zu einem Prozeß unbekannter Form, aber vermutlich doch einiger zeitlicher Ausdehnung, Anlaß geben (Abb. 15c). Dieser Prozeß gerät nun in den Strudel der durch den Rückschwing des Hauptpunktes ausgelösten Umwertungsvorgänge, die dazu führen, daß seine Repräsentation in äußerst raschem „Glissando“ nacheinander an verschiedene Stellen in S lokalisiert wird — sein „Raumwert“ ändert sich, wie wir es oben bei Interpretation der Abb. 7 ausdrückten, und zwar ändert er sich kontinuierlich innerhalb weniger Millisekunden (Abb. 15d).

¹³ Es handelt sich dabei sicherlich nicht nur um die Entladungssalve einer einzigen Opticusfaser, sondern — wegen des Prinzips der divergenten Erregungsleitung — um ein Entladungsmuster in einem Faserbündel. Dies soll nachfolgend aber einfachheitshalber außer Betracht bleiben.

Das Erstaunliche ist nun, daß — jedenfalls bei Vp K. — die spätere verbale Äußerung der Vp aus dem Prozeß 15d *einen bestimmten Momentanwert* spezifiziert — obwohl doch die Zeitdauer, die man vernünftigerweise für die Erregung 15c in Rechnung stellen muß, vermutlich größer ist als die Zeit, die der Raumwert — zumindest in Foveanähe — insgesamt für seine Umstellung braucht. Viel plausibler wäre doch wohl

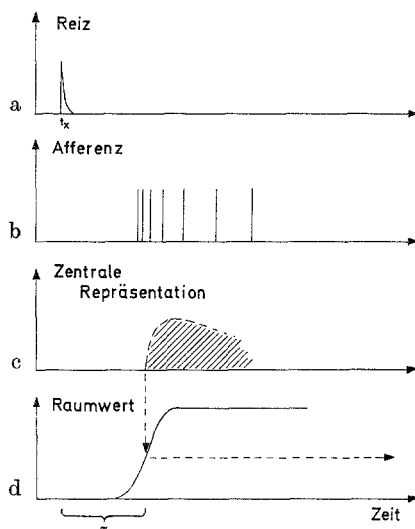


Abb. 15a—d. Schema des zeitlichen Zusammenhangs zwischen: a Expositions-moment der Rosette; b Beginn und Dauer der Opticus-Erregung; c Beginn und Dauer der Prozesse, die die Rosette im Niveau Z repräsentieren; d „Umstimmung des Raumwertes“ (gemäß Abb. 7) an der Stelle von Z, an der sich der unter c bezeichnete Prozeß abspielt. Nullpunkt der Abszisse = Beginn der Sakkade. Wie ersichtlich, charakterisiert die anschauliche Lokalisation eines im Zeitpunkt t_x exponierten Reizes den Zustand des entsprechenden Raumwertes im Zeitpunkt $t_x + \tau$ (vgl. o. S. 203)

gewesen, daß die Vp die Rosette dort lokalisiert, wo die betreffende Retinastelle *zum Schluß* — also nach Beruhigung der Umwertungsprozesse — endgültig in S eingeordnet wird.

Vielleicht ist dies nun aber ein Hinweis zur Erklärung für die bei den anderen Vpn zu beobachtenden Doppellokalisationen. Es wäre zumindest denkbar, daß der betreffenden Netzhautstelle in dem untersuchten Zeitpunkt gar nicht zwei verschiedene Raumwerte zukommen, sondern daß tatsächlich nur der Erregungsprozeß (15c) zwei zeitlich verschiedene ausgezeichnete Phasen hat, die alle beide zu einer Lokalisation Anlaß geben (vgl. dazu GRÜSSER u. GRÜSSER-CORNEHLS, 1962).

Interessant ist in diesem Zusammenhang, daß die Doppellokalisierungen nicht in Form eines φ -Phänomens auftreten. Tatsächlich hatte HILLEBRAND (1922) im Rahmen seiner Theorie der stroboskopischen Bewegung Überlegungen angestellt, denen zufolge derlei Effekte hätten gefordert werden müssen. In unseren Protokollen finden sich aber gelegentliche Andeutungen von Scheinbewegungen praktisch nur bei Vp K. (Abb. 7a, c, d, vgl. auch Abb. 8, Legende), und auch hier nur über relativ geringe anschauliche Distanzen. Hierin zeigt sich wiederum die Notwendigkeit der schon von G. E. MÜLLER erhobenen und neuerdings durch den Nachweis bewegungsspezifischer Neurone auch physiologisch untermauerten Forderung, das Problem der Richtungswahrnehmung von dem der Bewegungswahrnehmung klar zu trennen. Unsere Fragestellung wäre falsch formuliert, wenn wir wie HILLEBRAND (1920) von der „Ruhe der Objekte bei Blickbewegungen“ reden wollten.

Eine zweite Möglichkeit zur Erklärung der Doppellokalisierungen wäre die folgende. In den oben S. 203 erwähnten Untersuchungen von RUTSCHMANN (1966) ergaben sich Hinweise auf eine Laufzeitdifferenz in der Größenordnung von 10 ms zwischen temporaler und nasaler Netzhautperipherie, mit ausgeprägten individuellen Unterschieden. Da unsere Versuche binokular durchgeführt wurden, wäre mit der Möglichkeit zu rechnen, daß die optische Afferenz a in Abb. 14c für beide Augen zu verschiedenen Zeitpunkten — also in verschiedenen Phasen der Rückschaltung des Hauptpunktes — auf der zentralen Verarbeitungsebene Z eintrifft. Der Befund, daß in peripheren Gebieten der Retina kaum Doppellokalisierungen auftreten, könnte dann eventuell daher rühren, daß hier wegen des blinden Fleckes jeweils eines der beiden Augen tatsächlich nur eine monokulare Reizung erfolgte (für die Lage des blinden Fleckes vgl. Abb. 1). Jedenfalls erscheint es dringend geboten, die Versuche monokular zu wiederholen.

Drittens könnte schließlich für die Entstehung von Doppellokalisierungen auch der Umstand verantwortlich sein, daß die Zahlenskala während der gesamten Versuchsdurchführung sichtbar blieb. Sie bildete sich also vor und nach der Sakkade an zwei verschiedenen Netzhautstellen ab (vgl. Abb. 14a und d, Skizze in Block Z). Wenn nun der Beginn des afferenten Prozesses, der sich unter Einwirkung der Rosette aufbaut, mit den ausklingenden Erregungsprozessen des vorsakkadischen Retinabildes der Zahlenskala auf irgendeine Weise verschmilzt und wenn umgekehrt die Endprozesse der Rosetten-Erregung sich mit den Anfangsprozessen der nachsakkadisch abgebildeten Zahlenskala integrieren, so könnte dies recht gut bei der Zusammenfügung der beiden Skalen-Teilbilder in S zu Doppellokalisierungen der Rosette führen, und zwar mit einem Diskrepanzintervall von immer genau 10 Skaleneinheiten. Es empfiehlt sich demgemäß, bei weiteren Versuchen die Rolle des sichtbaren Umfeldes genauer zu kontrollieren und insbesondere die Zahlenskala erst nach der Sakkade zu exponieren.

Immerhin macht das Auftreten von Doppellokalisierungen bei einigen Vpn nicht die eingangs (o. S. 214) aufgeworfene Frage gegenstandslos, wieso unser Verfahren bei anderen Vpn dennoch erlaubte, kontinuierliche und sehr rasche Raumumwertungsprozesse gleichsam aktualgenetisch zu objektivieren — zumal selbst bei den Vpn mit starker Tendenz zu Doppellokalisierungen doch noch meist zusätzlich kontinuierliche Umwertungen andeutungsweise erfaßbar blieben (vgl. z.B. Abb. 9a). Das Feld möglicher Verschaltungstypen für die Vorgänge zwischen *Z* und *S* wird dadurch jedenfalls von vornherein auf interessante Weise eingeschränkt.

Literatur

- AUERSPERG, PRINZ A., u. H. SPROCKHOFF: Experimentelle Beiträge zur Frage der Konstanz der Sehdinge und ihrer Fundierung. *Pflügers Arch. ges. Physiol.* **236**, 301—320 (1935).
- BISCHOF, N.: Untersuchungen zur Psychophysiologie der Richtungskonstanz. In: G. LIENERT (Hrsg.), *Ber. 23. Congr. Dtsch. G. f. Psychol.*, S. 170—171. Göttingen: Hogrefe 1963.
- Psychophysik der Raumwahrnehmung. In: W. METZGER (Hrsg.), *Handbuch der Psychologie*, Bd. 1/1, S. 307—408. Göttingen: Hogrefe 1966.
- DITCHBURN, R. W., and B. L. GINSBORG: Involuntary eye movements during fixation. *J. Physiol. (Lond.)* **119**, 1—17 (1953).
- GRÜSSER, O. J., u. U. GRÜSSER-CORNEHLS: Periodische Aktivierungsphasen visueller Neurone nach kurzen Lichtreizen verschiedener Dauer. *Pflügers Arch. ges. Physiol.* **275**, 292—311 (1962).
- GUREVITCH, B.: Possible role of higher proprioceptive centres in the perception of visual space. *Nature (Lond.)* **184**, 1219—1220 (1959).
- HILLEBRAND, F.: Die Ruhe der Objekte bei Blickbewegungen. *Jb. Psychiatr. Neurol.* **40**, 213—265 (1920).
- Zur Theorie der stroboskopischen Bewegungen. *Z. Psychol.* **89**, 209—272 (1922).
- Zur Theorie der stroboskopischen Bewegungen. *Z. Psychol.* **90**, 1—66 (1922).
- HOFMANN, F. B.: Die Lehre vom Raumsinn des Auges. Berlin: Springer 1925.
- HOLST, E. v., u. H. MITTELSTAEDT: Das Reafferenzprinzip. *Naturwissenschaften* **37**, 464—476 (1950).
- KAILA, E.: Die Lokalisation der Objekte bei Blickbewegungen. *Psychol. Forsch.* **3**, 60—77 (1923).
- LUDWIG, E.: Possible role of proprioception in the extra-ocular muscles. *Arch. Ophthalm.* **48**, 436—441 (1952a).
- Control of ocular movements and visual interpretation of the environment. *Arch. Ophthalm.* **48**, 442—448 (1952b).
- MACH, E.: Die Analyse der Empfindungen. Jena: Fischer 1885.
- MACKEY, D. M.: The stabilization of perception during voluntary activity. *Proc. 15th Int. Congr. of Psychology*, p. 284—285 (1957).
- Perceptual stability of a stroboscopically lit visual field containing self-luminous objects. *Nature (Lond.)* **181**, 507—508 (1958).
- Theoretical models of space perception. In: C. A. MUSES (Hrsg.), *Aspects of the theory of artificial intelligence*, p. 83—104. New York: Plenum Press 1962.
- Cerebral organization and the conscious control of action. *Pontificiae Acad. Sci. Scripta Varia* **30**, p. 627—663. Civitas Vaticana 1965.

- MACKENSEN, G.: Elektrische Registrierung von Augenbewegungen. (Elektrookulographie, Elektronystagmographie). Hausnachrichten der F. Schwarzer GMBH, München, Sonderheft 1957.
- MATIN, L., and D. G. PEARCE: Visual perception of direction for stimuli flashed during voluntary saccadic eye movements. *Science* **148**, 1485—1488 (1965).
- METZGER, W.: Psychologie, 2. Aufl. Darmstadt: Steinkopff 1954.
- MONNIER, M.: Retinal, cortical and motor responses to photic stimulation in man. *J. Neurophysiol.* **15**, 469—486 (1952).
- RUTSCHMANN, R.: Perception of temporal order and relative visual latency. *Science* **152**, 1099—1101 (1966).
- SHERINGTON, CH.: Observations on the sensual role of the proprioceptive nerve-supply of the extrinsic ocular muscles. *Brain* **41**, 332—343 (1918).

Dr. NORBERT BISCHOF

Dr. ERNST KRAMER

Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie
8131 Seewiesen (Obb.)